

Über den derzeitigen Stand des Wissens vom Wesen des Akkommodationsvorganges

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der gesamten Heilkunde der medizinischen Fakultät
der Universität Basel

vorgelegt von
Elisabeth Meier
von Olten

1965



19

67

BASEL (Schweiz)

S. KARGER

NEW YORK



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546702_0043

Über den derzeitigen Stand des Wissens vom Wesen des Akkommodationsvorganges

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der gesamten Heilkunde der medizinischen Fakultät
der Universität Basel

vorgelegt von

Elisabeth Meier

von Olten



19

67

BASEL (Schweiz)

S. KARGER

NEW YORK

Von der medizinischen Fakultät Basel
genehmigt auf Antrag von Prof. Dr. med. F. RINTELEN
Tag der Promotion: 4. Mai 1965



Universitäts-Augenklinik Basel (Vorsther Prof. Dr. med. F. RINTELEN)

**Über den derzeitigen Stand des Wissens vom Wesen
des Akkommodationsvorganges**

ELISABETH MEIER

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	204
Form- und Lageveränderungen der Linse beim Akkommodationsvorgang . . .	205
Theorien vom Wesen des Akkommodationsmechanismus	214
Die intrakapsuläre Akkommodation	220
Diskussion	228
Zusammenfassung	239
Literaturverzeichnis	241

EINLEITUNG

Wesen und Mechanismus der Anpassung des dioptrischen Systems des Auges zur scharfen Abbildung derjenigen Objekte zwischen Fern- und Nahpunkt, auf die sich die Aufmerksamkeit richtet, hat zahlreiche Forscher der Vergangenheit und Gegenwart beschäftigt. Die Deutung ihrer Beobachtungen war oft umstritten. Der vorliegende Versuch einer Sichtung unseres Wissens über den Akkommodationsvorgang soll die wesentlichen Forschungsbeiträge zu dieser Frage seit den grundlegenden Arbeiten von HELMHOLTZ berücksichtigen und den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse darlegen. In einem ersten Abschnitt werden die äusserlich faßbaren Form- und Lageveränderungen der Linse bei der Akkommodation

dargestellt. Eine Besprechung der verschiedenen Akkommodationstheorien soll mit den gegebenen physiologischen und physikalisch-chemischen Fakten konfrontiert werden. Ein besonderer Abschnitt befaßt sich mit dem sogenannten «inneren Akkommodationsmechanismus». Gelegentliche Wiederholungen liessen sich nicht ganz vermeiden, da einige der zitierten Autoren ihre Meinung oft zu allen oder doch zu den meisten Teilfragen geäußert haben. Das Literaturverzeichnis umfaßt ausschließlich die im Text zitierten Arbeiten.

FORM- UND LAGEVERÄNDERUNGEN DER LINSE BEIM AKKOMMODATIONSVORGANG

Über die Veränderungen an der Linse während der Akkommodation kann man durch verschiedene Methoden Aufschluß erhalten:

a) Durch Untersuchung der im akkommodierten oder entakkommodierten Zustand durch Alkohol, Formalin oder Kälte fixierten Linse. Es handelt sich dabei um eine grobe Methode, die nur dazu dient, deutlich zu machen, daß ein Unterschied in der Form überhaupt besteht. Da es technisch nicht möglich ist, die Linse in naturgetreuer Form zu konservieren, kann aus solchen Messungen nur bedingt auf die Verhältnisse *in vivo* geschlossen werden.

b) Durch direkte Beobachtung der Formveränderung der Linse und deren Wirkung auf die Umgebung mit der Spaltlampe. Eine Fehlerquelle bildet dabei die Veränderung der optischen Verhältnisse durch die Hornhaut, die allerdings eine Konstante darstellt. Nur relative Messungen sind möglich.

c) Durch Beobachtung von Lage und Größe der Purkinje-Samsonischen Bildchen (P-S-Bildchen) und die daraus sich ergebende Berechnung und Konstruktion der Formveränderung der Linse.

Die faßbaren möglichen akkommodativen Veränderungen der Linse betreffen:

1. Lage und Krümmungsradius der Vorderfläche, Änderung der Vorderkammertiefe.
2. Lage und Krümmungsradius der Rückfläche.

3. Veränderung der Linsendicke mit Zunahme des axialen und Abnahme des aequatorialen Durchmessers bei Akkommodation.
4. Veränderungen der Konfiguration der Diskontinuitätszonen.
5. Verlagerung der Linse der Schwerkraft entsprechend; Linsenschlottern.

Ad 1. Daß bei angespannter Akkommodation der Linsenscheitel etwas vorrückt, ist schon 1841 von HUECK beobachtet worden. Die dabei auftretende Abflachung der axialen Vorderkammertiefe hat HELMHOLTZ mit 0,4 mm für 7 dptr., GULLSTRAND mit 0,3 bis 0,4 mm für 10 dptr. Akkommodation gemessen. Das Vorrücken des Linsenscheitels geht mit einer *Zunahme der Wölbung* der Linsenvorderfläche einher, die zuerst von CRAMER UND LANGENBECK nach Ausmessung der P-S-Bilder beschrieben wurde. Da während der Akkommodation aus den Veränderungen der Linsenvorderfläche der Hauptteil des Refraktionszuwachses resultiert, ist die Untersuchung ihres physikalischen Ablaufs und ihrer anatomisch-physiologischen Bedingtheiten zu einem der entscheidenden Probleme der Akkommodationsforschung geworden. Es zeigte sich, daß die ursprüngliche Annahme von HELMHOLTZ einer allmählichen Annäherung der in Akkommodation begriffenen Linse an die Kugelform den Tatsachen nicht genau entsprach. Es kommt bei der Naheinstellung des Auges vielmehr zu einer asphärischen Wölbungsänderung der Linsenvorderfläche mit konoidaler Vorwölbung der axialen Teile. Aus der Beobachtung, daß axiale und periphere Spiegelbilder der Linsenvorderfläche ihre Größe unter der Akkommodation unterschiedlich verändern, schloß v. TSCHERNING als erster auf die konoidale Verformung der Linsenvorderkapsel im axialen Bereich. Er deutete sie als Folge eines Druckes, den die Iris in akkommodativer Miose auf die peripheren Linsenteile ausübe, eine Vorstellung, die heute ebenso wie die noch zu besprechende Hypothese v. TSCHERNING's von der akkommodativen Kompression des Linsenäquators verlassen ist. Der axiale akkommodative Lenticonus anterior dagegen ist von zahlreichen Nachuntersuchern bestätigt worden. V. TSCHERNING selbst hatte außer dem Verhalten der P-S-Bildchen auch die Veränderung der sphärischen Aberration unter der Akkommodation als Folge der Lenticonusbildung interpretiert. Er fand, daß die sphärische Aberration bei der Akkommodation abnimmt und jenseits von 2,9 dptr. Akkommodationseffekt «negativ» wird, d. h. daß von da ab der Focus der Randstrahlen hinter dem der zentralen Strahlen liegt. Seine

Schlüsse wurden 1949 und 1956 durch die Experimente von KOOMEN UND IWANOFF bestätigt. V. PFLUGK konnte auch bei morphologischen Untersuchungen von Augen, die im Akkommodationszustand eingefroren wurden, einen akkommodativen Lenticonus anterior nachweisen.

Zum gleichen Ergebnis kam FINCHAM bei Untersuchungen, aus denen hervorgeht, daß die typische Wölbungsform der Vorderfläche der akkommodierten Linse auch für die isolierte Linse charakteristisch ist und daher dem Gleichgewicht der linseneigenen elastischen Kräfte entspricht. FINCHAM durchtrennte in einem frisch enukleierten Auge eines 11jährigen Kindes (E nukleationsursache: Opticustumor) die Zonula. Die Ausmessung der P-S-Bildchen an Photographien ergab für die axialen Teile der Linsenvorderkapsel einen Krümmungsradius von 5 mm, für die peripheren Bereiche aber einen Radius von 12 mm. In zwei *in vivo* von FINCHAM untersuchten Fällen wies bei dem einen die Linsenvorderfläche schon im nicht akkommodierten Zustand eine leichte konoidale Wölbung auf, die sich bei Akkommodation erheblich verstärkte. Beim anderen trat die konoidale Deformierung erst im akkommodierten Zustand auf.

Der akkommodative Lenticonus anterior bewirkt einen steileren Refraktionszuwachs der Linse als eine gleichmäßig sphärische Wölbungszunahme, denn eine gleichmäßige sphärische Wölbungszunahme könnte, da die Linse ihr Volumen beibehalten muß, ohne sehr erhebliche Substanzverschiebungen im Linseninnern nur in beschränktem, den Anforderungen der Naheinstellung nur ungenügend entsprechendem Maße stattfinden. Außerdem wird durch die flachere seitliche Wölbung der Linse der störende Effekt der Randstrahlen ausgeschaltet. Wie kommt es zu dieser merkwürdigen Formveränderung der Linsenvorderkapsel bei der Akkommodation? Die Frage führt zum Kern der Theorien über den Mechanismus der äußeren Akkommodation. Es wurde schon erwähnt, daß v. TSCHERNING die Auffassung vertreten hat, der Brechkraftzuwachs der Linse im Akkommodationsvorgang werde von einer zirkulären Kompression des Linsenäquators durch die Ciliarmuskulatur hervorgerufen, wobei die Zonulafasern gespannt seien. Die relative Abflachung der peripheren Teile der Linsenvorderkapsel sei eine Folge des Irisdruckes auf die Linse. Diese Ansicht konnte von keinem Nachuntersucher bestätigt werden. Es zeigte sich vielmehr, daß die Akkommodation im Wesentlichen nach den

von HELMHOLTZ vertretenen Vorstellungen abläuft, indem die Zonula im entakkommodierten Zustand angespannt ist und die Linse in eine flachere Form zieht, während mit zunehmender Akkommodation ein gleichmäßiges Nachlassen des Zonulazuges zustande kommt, wobei sich die Linse entsprechend ihr innewohnender elastischer Kräfte stärker wölbt. Diese sog. Entspannungstheorie wird durch die Beobachtung von HESS belegt. Das Absinken der Linse bei der Akkommodation, von HESS beobachtet anhand von Linsentrübungen, darf als Beweis dafür gelten, daß bei der Akkommodation der Aufhängeapparat entspannt wird. Bei gespannter Zonula wäre ein Absinken der Linse undenkbar. Während HELMHOLTZ die dabei auftretende konoidale Verformung des vorderen Linsenpoles nicht erkannte, mußten sich die Nachuntersucher auch um eine Erklärung dieses Phänomens bemühen, da die TSCHERNINGSche Deutung nicht mehr haltbar war. FINCHAM führte die ungleichmäßige Wölbungsänderung der Linsenvorderfläche auf die ungleichmäßige Kapseldicke zurück. Seit langem ist bekannt, daß die zentralen Teile der Linsenvorderkapsel weit dünner sind als die peripheren.

Age Years	Anterior pole μ	Maximum of Anterior surface μ	Equator	Posterior pole μ	Maximum of posterior surface μ
15	9	14	14	3	23
19	12	23	17	3	26
26	10	18	10	3	17
32	12	16	16	2 · 3	21
35	14	21	17	4	23
36	9	21	16	3 · 4	22

Maße der Linsenkapsel nach FINCHAM. Aus der Tabelle geht deutlich hervor, daß die Maxima der Dickenmaße der Linsenkapsel im Gebiet des Äquators liegen, vorne wie erst recht hinten, während an den Polen und ihren angrenzenden Gebieten, also den Teilen, die für den Akkommodationsvorgang von Bedeutung sind, die Linsenkapsel eine dünnere Struktur aufweist. Das gilt in besonderem Masse für die hintere Linsenkapsel.

Bei der Wölbungszunahme der Linse unter der akkommodativen Entspannung der Zonula könne der axiale Bereich der Linsenvorderfläche somit durch die auf die Kapsel wirkenden elastischen Kräfte des Linseninneren stärker vorgedrängt werden, als die peripheren Bereiche. FINCHAM stützt diese Vorstellung auch durch vergleichende Beobachtungen bei Säugetieren mit geringer Ak-

kommodationsbreite. So trete beim Schaf, das eine gleichmäßig dicke Linsenkapsel besitzt, unter der Akommodation kein Lenticonus auf, die Linsenvorderfläche verändere sich vielmehr im Sinne einer zunehmenden sphärischen Wölbung. Eine andere Erklärung für die konoidale Veränderung der Linsenvorderfläche bei der Akkommodation ist von PAU versucht worden. PAU führt die relativ flache Wölbung der peripheren Teile der Linsenvorderfläche auf den dort ansetzenden Zonulazug zurück, der auch im Akkommodationszustand – wenn auch weit weniger als bei Fereinstellung – noch wirksam sei. Er vergleicht die Linse mit einem «elastischen kugeligen Körper». Bei allen solchen Gebilden, also auch bei der Linse, sei eine Abflachung der Wölbung an Stellen zu beobachten, wo eine annähernd tangentielle Zugkraft einwirke (Modellversuch mit wassergefüllter Gummiblase).

Der Vergleich der Linse mit einem «kugeligen elastischen Körper» erscheint vor allem deshalb unzulässig, weil die elastischen Eigenschaften des Linsenparenchyms, das dazu keine homogene Substanz mit einheitlichen physikalischen Gegebenheiten darstellt, nicht erwiesen sind.

Ad 2. Schon den ersten Untersuchern des Akkommodationsvorgangs war aufgefallen, daß die hintere Linsenfläche im Gegensatz zur Vorderfläche sowohl hinsichtlich Lage, als auch hinsichtlich ihrer Wölbung sehr geringe Veränderungen während der Akkommodation zeigt. Dieses Verhalten schien zuerst schwer deutbar. HELMHOLTZ versuchte es mit einem Druck der Iris auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche zu erklären, wodurch der Äquator bei entspannter Zonula während der Naheinstellung nach vorn gedrängt würde. So sollte sich die Wölbung der Linsenvorderfläche verstärken, die der Linsenrückfläche abschwächen.

Eine andere Erklärung für die geringgradigen Veränderungen der Linsenhinterfläche gibt STUHLMANN. Nach seiner Auffassung ist dafür der Verlauf der Zonulafasern verantwortlich, indem die Spannung der vom vorderen Ziliarkörper zur Linsenrückfläche ziehenden Fasern von Aktionen des Ziliarmuskels kaum beeinflußt werden und der Akkommodationseffekt ausschließlich über die von der Linsenvorderfläche zu den hinteren Ziliarmuskelanteilen verlaufenden Zonulafasern bewirkt werde.

ALPERN behandelt das Problem aus mathematisch-physikalischer Sicht unter Berücksichtigung der «Geometrie der nicht akkommodierten Linse». Er versucht die starken Wölbungsänderun-

gen der Linsenvorderfläche gegenüber den minimalen Wölbungsänderungen der Linsenhinterfläche bei der Akkommodation damit zu erklären, daß die Zonulafasern der Linsenvorderfläche infolge ihres weit günstigeren Ansatzwinkels, der eine größere Hebelwirkung zur Folge hat, eine entsprechend größere Zugwirkung auf die Linse ausüben können, als die Fasern von der hinteren Linsenfläche.

FINCHAM vertritt demgegenüber die Auffassung, daß auch für das Verhalten der hinteren Linsenfläche die Linsenkapsel verantwortlich sei.

Sie sei so dünn, daß sie sich dauernd in vollständig gespanntem Zustand befinde. Infolge ihrer Zartheit sei diese gespannte Membran auch bei Änderung der auf sie wirkenden Zugkräfte nicht in der Lage, deformierend auf die Linsensubstanz zu wirken. Da die stärker gewölbte hintere Fläche der Linse auch größer sei als die Vorderfläche, müsse sich ein angenommener gleichmäßiger Zonulazug auf Vorder- und Rückfläche bei Ferneinstellung auf die kleinere Vorderfläche stärker auswirken als auf die Rückfläche.

PAU hält dem entgegen, daß gerade die hintere Kapsel wegen ihrer geringen Dicke einen *locus minoris resistentiae* darstellen müsste. Die Tatsache, daß sich ihre Wölbung unter der Akkommodation nur sehr geringfügig von 6 mm Radius auf etwa 5,5 mm Radius verändere, spreche dafür, daß hierfür nicht die Kapselkonsistenz, sondern andere Faktoren verantwortlich seien.

Die unterschiedliche Dicke der vorderen Linsenkapsel ist eine plausible Erklärung für den akkommodativen Lenticonus anterior. Auch für die geringfügigen Wölbungsänderungen der stärker gekrümmten Rückfläche unter der Akkommodation dürfte die Struktur der dünnen Hinterkapsel im Sinn von FINCHAM eine Rolle spielen, wenn man, außer ihrer geringen Dicke, ihren Spannungszustand bei Akkommodationsruhe berücksichtigt, der einen erheblichen Dehnungszuwachs und somit eine entsprechende Formveränderung verunmöglicht. Wäre die geringe akkommodative Wölbungsänderung der Linsenrückfläche nur eine Folge des für die Hinterkapsel – wohl nur unwesentlich – geringern Zonulazuges (STUHLMANN, ALPERN), so müsste erwartet werden, daß der ganze Linsenkörper bei akkommodativer Entspannung der Zonula infolge der deutlicheren Zugverminderung auf die Vorderfläche nach vorn rückt, was aber tatsächlich nicht der Fall ist. Es scheint daher so zu sein, daß die Verminderung des Zonulazuges für die Vorderfläche auch bei voller Akkommodation nur so weit geht, daß dem Faserzug für

die Hinterfläche noch ein gleicher Zug entgegensteht, bevor eine Dislokation der Linse nach vorn stattfindet, während schon ein Lenticonus anterior durch die unterschiedliche Stärke der Vorderkapsel zustande kommt. Für den entakkommodierten Zustand mit der starken Abflachung der Vorderfläche muß ein stärkerer Zug der am Orbiculus ciliaris in sehr spitzem Winkel entspringenden Fasern verantwortlich sein, der die Vorderkapsel bis nahe an ihre Elastizitätsgrenze anspannt, den Conus ausgleicht und die Wölbung annähernd flach-sphärisch verändert, während die Hinterfläche durch ihre Zonulafasern im wesentlichen nur vor dem Ausweichen glaskörperwärts gehindert wird.

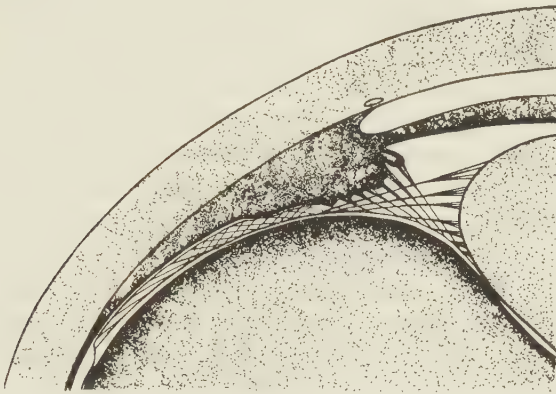


Abb. 1. Schema der Faseranordnung im Zonulaapparat nach SALZMANN

Daß sich dabei die Wölbung der Hinterfläche kaum abflacht, dürfte sowohl auf den tangentialen Ansatz der Fasern der Hinterfläche, als auch auf die Tatsache zu beziehen sein, daß die zarte Hinterkapsel im entakkommodierten Zustand ebenso wie im akkommodierten bis nahe an ihre Elastizitätsgrenze ausgespannt ist.

Die heutigen Kenntnisse über Ursprung und Ansatz der Zonulafasern gehen auf SALZMANN zurück, der zeigen konnte, daß, nahe der Ora serrata beginnend, von der ganzen Innenfläche des Ciliarkörpers mit Ausnahme der Firsten der Ciliarfortsätze Zonulafasern abgehen, wobei die stärkeren, vom Orbiculus kommenden Fasern fast parallel zur Innenfläche des Orbiculus verlaufen, die weiter vorn entspringenden Fasern dagegen immer steiler aufsteigen. Über dem Linsenäquator überkreuzen sich die Linsenfaser,

wobei ihre pinselartige Aufsplitterung das genaue Verfolgen ihres Verlaufs an der Überkreuzungsstelle verunmöglicht. ROHEN schreibt: «Der räumliche Aufbau der Zonulafasern ist schwer zu untersuchen und heute noch unklar. Wahrscheinlich entspringen die am weitesten vorn an der Linse ansetzenden Faserbündel im Bereich des Orbiculus am weitesten hinten, und diejenigen des Linsenäquators sowie der Hinterfläche staffelförmig weiter vorn. So entsteht eine Durchkreuzung der Faserzüge über dem Linsenäquator. Diese Anordnung wäre auch funktionell sinnvoll, denn die stärksten akkommodativen Verschiebungen finden hinten am Orbiculus statt. Auf diese Weise würde die Linsenvorderfläche durch die gleichsinnige Zonulaverschiebung stärker beeinflußt als die Hinterfläche und der Äquator, was auch den tatsächlichen Beobachtungen entspricht.»

Ad 3. Über die Veränderung der Linsendicke während des Akkommodationsvorganges schreibt HELMHOLTZ: «Da . . . die vordere Fläche der Linse vorrückt, die hintere ihren Ort nicht verläßt, wird die Linse beim Nahesehen in der Mitte dicker. Da sie andererseits ihr Volumen nicht verändern kann, müssen wir daraus schließen, daß sich die Durchmesser ihrer Äquatorialebene verkürzen.»

Als Wert für die Dickenzunahme der Linse bei Akkommodation gibt HELMHOLTZ 0,4 mm an. FINCHAM fand bei 2 Fällen 0,58 und 0,36 mm.

Die Verkürzung des äquatorialen Durchmessers der Linse unter der Akkommodation konnte FINCHAM an einem irislosen Auge eindeutig beobachten. Diese Beobachtung brachte gleichzeitig die eindeutige Widerlegung der alten TSCHERNING'schen Vorstellungen von der akkommodativen Anspannung der Zonulafasern.

Ad 4. Da die Linse kein homogenes Medium darstellt, sondern sich entsprechend ihrem Wachstum aus geordneten Schichten unterschiedlicher optischer Dichte zusammensetzt, muß außer der Formveränderung der Linsenoberfläche das Verhalten dieser «Diskontinuitätszonen» genannten Schichten bei der Akkommodation interessieren. Nach GOLDMANN sind die Diskontinuitätszonen Bereiche eines langsameren Wachstums der Linsensubstanz. Subcapsulär entstanden, wandern sie in die Tiefe. Sie sind charakterisiert durch einen höhern Brechungsindex als die jüngern, oberflächlicheren Linsenteile. Wie die Linsenkapsel, so zeigen auch die Diskontinuitätszonen in ihrem peripheren Teil einen flacheren Ver-

lauf als am Pol, was VOGT auf die Wirkung des Zonulazugs zurückführt. Der Brechungsindex ändert sich bei der ältern Linse sprunghaft an den Diskontinuitätsflächen (FREYTAG). In der jugendlichen Linse, deren Diskontinuitätszonen noch weniger deutlich abgesetzt sind, geht die Brechkraftänderung mehr kontinuierlich vor sich (SIEBECK). Hier muß allerdings auf die Arbeit von STÖCKLIN hingewiesen werden, dessen Spallampenuntersuchungen bei Kindern von 5 bis 6 Jahren eindeutig zeigten, daß auch in der kindlichen Linse die Diskontinuitätszonen klar erkennbar, wenn auch weniger scharf abgesetzt sind als beim Erwachsenen. Innerhalb der Diskontinuitätszonen bleibt der Brechungsindex unverändert, man darf sie nach HUGGERT als Isoindicialflächen, Flächen gleicher Brechkraft, betrachten. Die akkommodativen Formveränderungen der Diskontinuitätszonen sind von KOCH UND FISCHER an der Spallampe beobachtet worden. An Linsen mit deutlichen Diskontinuitätsflächen konnte festgestellt werden, daß bei der Akkommodation die vordere Alterskernoberfläche sich stärker wölbt und sich etwas der vordern Abspaltungsfläche nähert. Bei maximaler Akkommodation nimmt die Alterskernoberfläche parabelähnliche Form an. An der vorderen äußern Embryonalkernoberfläche wurde keine akkommodative Formänderung wahrgenommen. Nach FINCHAM dagegen haben sämtliche Diskontinuitätszonen Tendenz zur Kugelform. Die Bedeutung der akkommodativen Formänderung der Diskontinuitätszonen liegt in der Zunahme des Totalindex der Linse. Darauf soll bei der Besprechung des intracapsulären Akkommodationsmechanismus näher eingegangen werden.

Ad 5. v. HESS hat zuerst darauf hingewiesen, daß sich die Lage der Linse während der Akkommodation auch in der Äquatorialebene ändern kann. Er konnte beobachten, daß die Linse bei maximaler Akkommodation 0,25 bis 0,3 mm nach unten sinkt. Die Bewegung war abhängig von der Kopfhaltung und folgte der Schwerkraft. Durch Beobachtung des hintern Spiegelbildchens war dabei auch ein feines Linsenschlottern bei zuckenden Augenbewegungen nachzuweisen, wodurch das Ausmaß der akkommodativen Entspannung der Zonula anschaulich zutage trat. v. HESS hat ferner in einer Selbstbeobachtung die Verschiebung der akkommodierten Linse entsprechend der Schwerkraft beschrieben. Er beobachtete die Verschiebung der entoptischen Erscheinungen seiner Linsentrübungen und errechnete daraus die tatsächliche Bewe-

gung der Linse in der Äquatorialebene. Das Ergebnis dieser Beobachtung stimmt mit den Resultaten von HEINE, der objektive Ermittlungen der akkommodativen Verschiebung des hinteren Linsenbildchens mit dem Hornhautmikroskop durchführte, überein.

Ein Herabsinken der akkommodierten Linse wurde auch durch Messungen von FINCHAM bestätigt.

EIGENTLICHE THEORIEN VOM WESEN DES AKKOMMODATIONS- MECHANISMUS

Als erster hat DESCARTES in seinem «*Traité de l'homme*» (1677) sich dahin ausgesprochen, daß zwischen dem Akkommodationsvorgang und der Linse ein Zusammenhang bestehe. Unter seinen Zeitgenossen (STURM u. a.) hingegen herrschte die Ansicht, die Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen beruhe auf Veränderung der Achsenlänge des Auges. Wenn diese Spekulationen für die heutigen Vorstellungen über die Akkommodation des menschlichen Auges praktisch keine Rolle mehr spielen, so wird ihnen doch auch in neuerer Zeit ein gewisses Interesse entgegengebracht. CASPARY hält es für nicht ausgeschlossen, daß bei Aphaken, die über eine gewisse Akkommodationsbreite, über deren Ausmaß er keine Angaben macht, verfügen, ein solcher Mechanismus im Spiele sein könnte. Diese Annahme erscheint unwahrscheinlich, wenn man die naheliegende Erklärung der Zunahme der Tiefenschärfe durch Verkleinerung der Zerstreuungskreise und Verminderung der sphärischen Aberration bei akkommodativer Verengerung der Pupille berücksichtigt. Außerdem ist nach BONNET eine größere Tiefenschärfe deshalb zu erwarten, weil im linsenlosen Auge ein relativ höherer Anteil kurzwelliger Strahlung zur Einwirkung komme und die dadurch ausgelöste größere Aktivität der Stäbchen die Zapfen hemme.

Der von DESCARTES geäußerte Gedanke, der Akkommodationsvorgang sei durch die Linse bedingt, entbehrte der experimentellen Grundlage, es blieb vorerst nur bei der Vermutung. Erst 1801 erbrachte YOUNG experimentell den Nachweis, daß andere für eine Beteiligung am Akkommodationsmechanismus denkbare Faktoren wie Krümmungszunahme der Hornhaut oder Verlängerung des Bulbus als Ursache nicht in Frage kommen. Er wies zudem auf die Tatsache hin, daß bei Aphaken eine Akkommodation fehle.

Ein brauchbares Hilfsmittel für die direkte Beobachtung des Verhaltens der Linse bei der Akkommodation brachte die Entdeckung der PURKINJE-SAMSON'schen Spiegelbildchen (1823). Sie wurden zwar erst 1849 von LANGENBECK und wenig später von CRAMER in Beziehung zur Akkommodation gebracht. Unabhängig von diesen beiden Autoren und fast gleichzeitig untersuchte HELMHOLTZ eingehend die Veränderungen der Spiegelbildchen der beiden Linsenflächen und begründete auf diesen Beobachtungen seine Theorie des Akkommodationsvorganges, die im wesentlichen bis heute Gültigkeit hat.

Über das Zustandekommen der Form- und Lageveränderungen der Linse bei der Akkommodation sind verschiedene Ansichten geäußert worden. CRAMER's Erklärung geht dahin, daß durch die Ciliarmuskelkontraktion einerseits ein Zug an der Choroidea ausgeübt werde, wodurch der Glaskörper gegen die Linsenrückfläche gedrückt und so eine Vorwölbung der freien, im Pupillargebiet liegenden Linsenteile bewirkt werde. Andererseits übe die Iris einen Druck auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche aus und unterstütze so die Vorwölbung der Mitte.

Diese Funktion der Iris wurde durch v. GRAEFE widerlegt anhand eines Falles von vollständiger Aniridie bei intakter Akkommodationsbreite. Wie später gezeigt werden soll, nahm HELMHOLTZ trotzdem an, daß die Iris eine gewisse Rolle für den Akkommodationsvorgang spiele.

Die Grundlage der heutigen Vorstellungen über den äußern Akkommodationsmechanismus bildet die HELMHOLTZ'sche Theorie, die im «Handbuch der Physiologischen Optik» (1909), 3. Auflage, herausgegeben von GULLSTRAND, KRIES, NAGEL, ausführlich dargestellt wird. HELMHOLTZ schreibt: «Die Kristalllinse ist ein elastischer Körper, der bei Entspannung der innern Augenmuskeln durch den Zug der an ihrem Rande sich anheftenden Zonula in radialer Richtung gedehnt und daher in Richtung ihrer Symmetrieachse etwas zusammengezogen ist. Die Elastizität der Linse wird hauptsächlich ihrer Kapselmembran zu verdanken sein, denn wenn die Kapsel abgestreift ist, zeigen die oberflächlichen Schichten der Linse mehr eine schleimige als eine gallertige Konsistenz. Sie haben keine Spur von dem Bestreben, ihre Form gegen äußere Kräfte zu behaupten oder nach Änderung der Form in die frühere Form zurückzukehren. Daß aber die von der Kapsel umschlossene Linse elastisch ist und daß der Zug der Zonula genügt,

sichtbare Formveränderungen hervorzubringen, läßt sich an toten, nicht zu alten menschlichen und tierischen Linsen zeigen, wenn man von vorn her Linse und Zonula freilegt und dann vorsichtig mit zwei Pinzetten die Zonula an entgegengesetzten Seiten der Linse fassend einen Zug ausübt. Man sieht dabei die Linse sich in Richtung des Zuges verlängern und wieder in ihre Kreisform zurückkehren, sobald der Zug nachläßt.

Im unverletzten Zustand ist die Zonula an ihrem äußeren Rande ziemlich fest mit den niedrig auslaufenden Firsten der Ciliarfortsätze und dadurch mit der Aderhaut verbunden, sodaß Linse, Zonula und Aderhaut eine vollständig geschlossene, vom Glaskörper prall ausgefüllte Kapsel bilden. Der Druck der Flüssigkeit wird die Spannung der genannten Teile unterhalten müssen.

Als gewichtigster Gegner der HELMHOLTZ'schen Theorie ist TSCHERNING zu nennen. Nach seiner Auffassung geht die HELMHOLTZ'sche Theorie von einer unphysiologischen Voraussetzung aus, da sich die Linse, bei der Annahme, sie sei elastisch, praktisch dauernd in einem Zustand der Spannung befinden müsse und nur während der Akkommodation eine kurze Ruhepause durchmache. Dazu ist zu sagen, daß beim vorwiegend nahesehenden Zivilisationsmenschen der Akkommodationszustand der Linse eine größere Bedeutung erlangt als die Einstellung auf die Ferne, daß also die bei der Akkommodation wirksamen Kräfte länger auf die Struktur der Linse einwirken dürften. Dann aber müsste man eigentlich annehmen, daß die Linse älterer Menschen nicht im entakkommodierten, abgeplatteten Zustand, sondern eher in einer der Naheinstellung entsprechenden Form sklerosiert. Ein weiterer Einwand ergibt sich aus der TSCHERNING'schen Entdeckung, daß die Linse beim Akkommodationsvorgang nicht Kugelform, sondern die Form eines Konoids annehme, eine Tatsache, der die HELMHOLTZ'sche Theorie nicht gerecht werde. Nach TSCHERNING wird durch die Kontraktion des Ciliarmuskels die Zonula gespannt und dadurch die plastische Linsenrinde auf den härtern, zu keinerlei Formveränderungen befähigten Kern gepreßt. Im Gegensatz zur HELMHOLTZ'schen Theorie wird eine Dickenzunahme der Linse abgelehnt, trotzdem sie von HELMHOLTZ durch Messungen eindeutig belegt werden konnte. Später hat TSCHERNING allerdings in dieser Hinsicht seine Ansicht revidiert.

Eine andere Wirkung des Ciliarmuskels bestünde nach TSCHERNING darin, die Aderhaut und damit die peripheren Teile

des Glaskörpers nach vorn zu bewegen. Die Vorwärtsbewegung der Aderhaut wurde durch den Nadelversuch von HENSEN UND VOELCKERS bestätigt. Durch das Vorrücken des Glaskörpers entsteht nach TSCHERNING ein Druck auf die peripheren Teile der Linsenrückfläche. Das habe eine Wölbungszunahme der Linsenmitte zur Folge. Der Zonula spricht TSCHERNING jede ursächliche Bedeutung für den Akkommodationsvorgang ab, da er in seinem Experiment mit auf lose auf dem Glaskörper liegenden isolierten Linsen durch den Zug an der Zonula unterschiedliche Ergebnisse erhielt: bei einem Teil der Linsen wölbte sich die Vorderfläche vermehrt vor, bei andern jedoch war eine Abflachung die Folge. Die Zonula dient nach TSCHERNING lediglich dazu, der Linse einen bessern Halt zu geben bei der akkommodativen Vorwärtsbewegung des Glaskörpers.

Auch v. PFLUGK führt den Akkommodationsvorgang auf Druck des Glaskörpers auf die Linse zurück. Nach seiner Auffassung ist der Unterschied der Krümmungsradien der Linsenvorderfläche im akkommodierten und entakkommodierten Zustand so groß, daß er nur durch die Einwirkung außerhalb der Linse liegender Kräfte erklärt werden könne und schwerlich auf einem rein passiven Mechanismus, wie ihn die akkommodative Entspannung der Zonula darstellen würde, beruhe. Durch die ausgesprochen dünne hintere Linsenkapsel werde dabei die Übertragung des Glaskörperdrucks auf die Rinde wesentlich erleichtert. Die Zonula befinde sich wegen ihrer hochgradigen Dehnbarkeit ständig in einem Zustand der Spannung und halte so die Linse auf den Glaskörper aufgepreßt. Die Linse entferne sich mit zunehmender Akkommodation mehr und mehr von ihrer Ruheform. Die Druckschwankungen im Glaskörper kommen nach PFLUGK durch die Aktion des Ciliarmuskels, der bei seiner Kontraktion Druck auf den Glaskörper ausübe, zustande. Dieser Gedanke wird von PAU fortgeführt und erweitert, indem er die Druckveränderungen im Glaskörper bei Akkommodation auf Veränderungen der Durchblutung im Ciliarkörper und im Aderhautschwamm zurückführt. Daß wirklich akkommodative Druckschwankungen im Glaskörper stattfinden, konnte er aus der Beobachtung einer beim Blick in die Ferne sich durch eine Nachstarlücke vorstülpenden, bei Naheinstellung sich retrahierenden Glaskörperperle schließen. Daß dieser geringe Druck, der sich außerdem auf alle Seiten gleichmäßig fortpflanzen müsste und seinen Angriffspunkt nicht nur an der Linse hätte, zu den charakteristi-

schen akkommodativen Linsenveränderungen führen solle, ist schwer vorstellbar. Ebenso scheint ein ursächlicher Zusammenhang der Druckveränderungen im Glaskörper mit Durchblutungsänderungen im Aderhautschwamm unwahrscheinlich. Der rasche Wechsel des Akkommodationszustandes im menschlichen Auge würde einen unverhältnismäßig raschen Ablauf des beschriebenen Mechanismus fordern, der Durchblutungszustand von Aderhaut und Ciliarkörper müsste sich in Bruchteilen von Sekunden ändern können, was nach den strukturellen und physiologischen Gegebenheiten dieser Organe nicht anzunehmen ist.

Auch der Iris und dem Kammerwasser mißt v. PFLUGK entscheidende Bedeutung für den Akkommodationsvorgang bei: die Verlängerung der Linsenachse und die Anspannung der Iris, die bei der akkommodativen Pupillenverengung eintritt, befördern das Kammerwasser in den Kammerwinkel, wo es auf die Iriswurzel drückt und diese auf die peripheren Linsenteile preßt. Dadurch werden nach v. PFLUGK zwei Dinge erreicht: einmal wird die Entstehung eines Lenticonus anterior begünstigt, und zweitens werde verhindert, daß die Linse als Ganzes durch den Glaskörperdruck nach vorn bewegt werde.

Dagegen wendet FINCHAM ein, daß Fälle von intakter Akkommodationsbreite trotz vollständiger Aniridie bekannt seien, und daß zudem der intraoculare Druck während der Akkommodation nicht erhöht sei, wie das die Ansicht von v. PFLUGK voraussetzen müsste, sondern im Gegenteil erniedrigte Werte gefunden worden seien.

v. PFLUGK versuchte seine Theorie dadurch zu beweisen, daß er mittels Druck mit einer stumpfen Sonde Einkerbungen am Linsenrand zum Verschwinden brachte, die nach RABL durch die Befestigung der Zonulafasern am Linsenrand bedingt sind. v. HESS erreichte durch Anwendung von Eserin ebenfalls ein Verschwinden der genannten Einkerbungen und schloß daraus, daß diese durch die Erschlaffung der Zonula unter Eserin ausgeglichen werden.

Eine Stütze findet die Theorie von TSCHERNING und v. PFLUGK durch das von ZEEMAN erstmals beschriebene Doppelbild des Purkinjebildchens der Linsenrückfläche unter der Akkommodation. ZEEMANN hatte es auf eine Eindellung am Linsenrand bei Akkommodation zurückgeführt, während TSCHERNING und v. PFLUGK es der akkommodativen Abflachung des Linsenrandes zuschreiben. Untersuchungen von NORDENSON zeigten jedoch, daß eine solche akkommodative Eindellung der Linsenrückfläche nicht existiert.

ODQUIST stellte außerdem fest, daß das genannte Doppelbild keine Eigentümlichkeit des akkommodierten Zustandes darstellt, sondern auch in Akkommodationsruhe vorhanden ist. Die Ursache des Phänomens ist nicht geklärt, wir können lediglich festhalten, daß das Doppelbild weder der Ausdruck einer akkommodativen Einstellung des Linsenrandes ist, noch in irgendeiner Weise mit der Akkommodation in Zusammenhang steht (NORDMANN). Systematische Untersuchungen an der Spaltlampe müssten erhellen, ob das beschriebene Doppelbild dem hinteren Abspaltungstreifen zuzuordnen ist.

Den Ausführungen von TSCHERNING UND V. PFLUGK steht eine Mitteilung von SEIDEL über Beobachtungen von ULBRICH an einem Fall mit folgender Besonderheit gegenüber: in der Iris befand sich ein kleines, durch eine feine Membran verschlossenes Loch. Beim Blick in die Ferne buchtete sich dieses Häutchen nach vorne aus. Denselben Effekt erreichte man durch Druck auf den Linsenäquator. Drückte man dagegen auf die Hornhaut, wölbte sich das Häutchen in die hintere Kammer vor. Die Druckverhältnisse in der hintern und vordern Kammer unter der Akkommodation wurden durch das Verhalten des Häutchens beim Lidschlag illustriert. Beim Blick in die Ferne stülpte es sich mit dem Lidschlag nicht ein, wohl aber bei der Akkommodation. Aus diesen Tatsachen ist eine deutliche Druckdifferenz zwischen vorderer und hinterer Kammer beim Blick in die Ferne ersichtlich. Unter der Akkommodation dagegen sei der Ausgleich der Druckdifferenz erleichtert. Wäre dies nicht der Fall, würde der Lidschlag nicht ausreichen, den Druckunterschied zu überwinden. Ein Druckausgleich sei aber unmöglich, wenn die Iris, wie das die Behauptung von TSCHERNING UND V. PFLUGK enthalte, fest auf den Linsenrand gepreßt werde, sondern könne vielmehr nur bei den von HELMHOLTZ UND V. HESS angenommenen Bedingungen stattfinden, wenn also die Linse in ihrer Aufhängung gelockert werde und nach unten sinke.

Zum Schluß sei noch die von LEONARD HILL, LINDSAY JOHNSON UND NOISZEWSKI um 1920 vertretene sogenannte «hydraulische Theorie» genannt. Sie beruht auf der Annahme, daß durch den Druck auf die Flüssigkeit der hintern Kammer bei der Akkommodation, hervorgerufen durch die Kontraktion des Ciliarmuskels, die peripheren Linsenteile komprimiert und infolgedessen die zentralen Partien nach vorn gewölbt werden. Dagegen wendet FINCHAM ein, daß dann die hintere Kammer vollständig wasserdicht abgeschlos-

sen sein müsste, sonst wäre ein dauernder Kontraktionszuwachs des Ciliarmuskels vonnöten, um die Akkommodation konstant zu erhalten. Die unregelmäßige Struktur der Irisrückfläche mache jedoch einen solchen dichten Abschluß unwahrscheinlich; auch müßte die Iris cornealwärts gedrückt werden.

Außerdem spreche auch die Tatsache der normalen Akkommodationsbreite bei Aniridie gegen die genannte Theorie.

Die heutigen Vorstellungen über den Akkommodationsvorgang halten sich im Wesentlichen an die Theorie von HELMHOLTZ. Sie stellt diejenige Interpretation des Akkommodationsvorgangs dar, die, wie aus dem Gesagten hervorgeht, den durch direkte Beobachtung und experimentellen Nachweis vermuteten Gegebenheiten am besten entspricht. Allerdings wird sie nicht allen heute erwiesenen Tatsachen gerecht und darf deshalb vor allem als Grundlage für die Interpretation der mechanischen Abläufe im Akkommodationsvorgang gelten. Sie genügt aber nicht zur Erklärung des Akkommodationsvorgangs als eines komplexen biologischen Problems und musste zwangsläufig in neuerer Zeit erhebliche Ergänzungen erfahren, auf die in den nächsten Abschnitten näher eingetreten werden soll.

Eine Erweiterung der HELMHOLTZ'schen Theorie brachte in neuerer Zeit die Entdeckung der antagonistischen Innervation des Ciliarmuskels (MEESMANN, MONJE). Daraus ergibt sich, daß die Feineinstellung des Auges nicht, wie in der HELMHOLTZ'schen Theorie postuliert, der Akkommodationsruhelage entspricht. Die Fernakkommodation stelle ihrerseits einen in bezug auf den Ciliarmuskel aktiven, vom Sympathicus gesteuerten Prozeß dar (SCHÖBER, RÖSSLER, KÜHL, SIEBECK). Eine grundsätzlich neue Ansicht über den äußern Akkommodationsvorgang ist aber bis heute nicht bekannt geworden. Umso intensiver hat sich das Interesse der Forschung den mutmaßlichen akkommodativen Veränderungen im Innern der Linse zugewandt. Auf die Ergebnisse soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

DIE INTRAKAPSULÄRE AKKOMMODATION

Die Brechwertzunahme des dioptrischen Apparates bei der Akkommodation ist größer, als die Veränderung der Krümmungsradien der brechenden Flächen erwarten läßt. Eine Erklärung dafür

gibt GULLSTRAND durch den intrakapsulären Akkommodationsmechanismus, den er im Laufe der Erforschung und Berechnung im Auge entdeckte. GULLSTRAND's Vorstellungen über die Vorgänge innerhalb der Linsenkapsel während der Akkommodation sind die folgenden:

In der Linse sind die Teilchen gegeneinander nicht frei verschieblich, da es sich bei der Linsensubstanz nicht um ein homogenes Medium handelt, sondern um ein strukturiertes, in Fasern ausdifferenziertes Gebilde. Zwei Möglichkeiten sind denkbar für das Zustandekommen einer Formveränderung: Verschiebung der Linsenfaser gegeneinander, oder Flüssigkeitsströmung durch die Wände der Fasern. Die letztere Möglichkeit wird von GULLSTRAND abgelehnt. Bei der Schnelligkeit der für den Akkommodationsvorgang erforderlichen Veränderungen sei eine derartige Flüssigkeitsverschiebung ausgeschlossen. Da außerdem die Linsensubstanz nicht elastisch sei, komme als intrakapsulärer Akkommodationsmechanismus nur eine Verschiebung der Fasern gegeneinander in Frage, die nach einem bestimmten, dem anatomischen Aufbau der Linsensubstanz entsprechenden System vonstatten gehe: an den Endpunkten ist die Verbindung der schleifenförmig verlaufenden Fasern mit der Umgebung am festesten, die Verschiebung kann nur im mittleren Teil in Verbindung mit der Änderung der Form der Schleife zustandekommen. GULLSTRAND schreibt:

«Man ersieht schon hieraus, daß einer gewissen Veränderung der Form der Linse eine bestimmte, von der Anordnung der Linsenfaser abhängige Verschiebung innerhalb der Linsensubstanz entspricht, daß es somit einen bestimmten intrakapsulären Akkommodationsmechanismus geben muß.»

Die wesentlichen Züge dieses Mechanismus lassen sich nach GULLSTRAND aus dem Bau und den physikalischen Gegebenheiten der Linse erschließen: Das Brechungsvermögen ändert sich, da die Linsensubstanz ein heterogenes Medium darstellt, von Punkt zu Punkt. Infolgedessen nimmt das Licht in der Linse keinen geradlinigen Verlauf, sondern folgt krummlinigen Bahnen, den sogenannten Trajektorien, es wird gebogen, nicht gebrochen. Dem Gesetz der Indexvariation gemäß besteht die Linse aus Isoindizialflächen, für die GULLSTRAND die Formveränderung berechnete und durch eine «Indizialgleichung» für die akkommodierte und die nicht akkommodierte Linse ausdrückte. Die Berechnung ergab, daß die stärksten Verschiebungen an den innern Isoindizialflächen, der

Kernlinse, stattfinden dürften. Der Brechungsindex im Kern ist höher, und der Gesamtbrechungsindex nimmt bei Akkommodation zu. GULLSTRAND hat die unterschiedliche Formveränderung der Kern- und der Rindenschicht durch eine einfache Figur dargestellt und sie mit folgenden Worten interpretiert:

«Beide Flächen verändern sich in der Richtung, daß die Form nach der sphärischen strebt, aber die innere gelangt auf diesem Weg viel weiter.»

Die stärker brechenden peripheren Teile der Kernlinse rücken zudem bei Akkommodation weiter in die Mitte und verursachen so eine noch stärkere Brechung der Kernlinse.

Die GULLSTRAND'sche Theorie wird von PAU angezweifelt, der die Voraussetzungen dafür als nicht erfüllt betrachtet. Als erste Voraussetzung nennt er das tatsächliche Vorhandensein der Differenz der Brechungsindices von Kern und Rinde im angenommenen Ausmaß. Sie ist nach seiner Ansicht als nicht gegeben zu betrachten, da die kindliche Linse, die in hohem Maße zur Akkommodation befähigt ist, keine Diskontinuitätszonen aufweise, diese vielmehr erst dem alternden Auge mit abnehmender Akkommodationsfähigkeit entsprächen. Auch der Monographie von SIEBECK ist zu entnehmen,

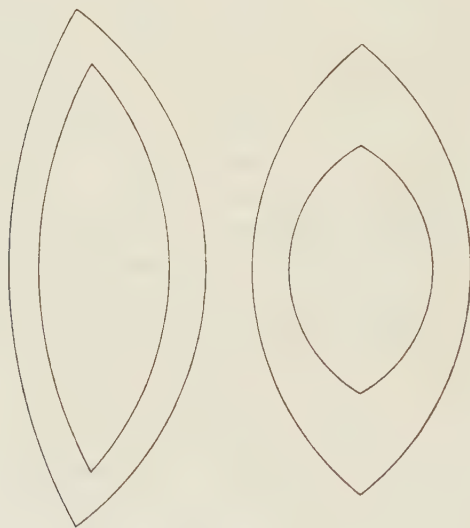


Abb. 2. Darstellung der akkommodativen Formveränderung der Kern- und der Rindenschicht nach GULLSTRAND.

daß die Zunahme der Brechungsindices von der Peripherie zum Kern in der jugendlichen Linse weitgehend kontinuierlich erfolge, während mit zunehmendem Alter die Schichten mit verschiedenen Brechungsindices durch die Diskontinuitätszonen schärfer gegeneinander abgesetzt werden. Trotzdem erscheint das oben genannte Argument von PAU nicht stichhaltig, haben doch die Untersuchungen von STÖCKLIN ergeben, daß auch in der kindlichen Linse Diskontinuitätszonen regelmäßig zu beobachten sind.

Als zweiten Einwand führt PAU an, daß die Dickenverhältnisse im GULLSTRAND'schen schematischen Auge, bei dem $\frac{1}{6}$ der Gesamtlinsendicke bei Akkommodation, $\frac{1}{7}$ im entakkommodierten Zustand der vordern Rinde zugeschrieben werden, auch erst für das alte, nicht mehr akkommodationsfähige Auge Gültigkeit haben könnten. Weiter macht PAU darauf aufmerksam, daß, soll die von GULLSTRAND angenommene erhöhte Brechkraft der seitlichen Partien der Kernlinse zur Auswirkung kommen, die Pupille weit genug sein müsste. Gerade bei der Akkommodation verengt sich aber die Pupille, und auch in der Kindheit, wenn die Akkommodationsbreite am größten, ist sie im akkommodierten Auge relativ eng. Er äußert noch den finalistischen Gedanken, daß eine Brechkraftzunahme der peripheren Teile von der Natur wohl kaum gewünscht werde, da dann die notwendigerweise stärkere chromatische Aberration dem Effekt entgegenwirken würde.

Durch eigene Messungen konnte PAU zeigen, daß der Linsenkern nicht die von GULLSTRAND geforderte annähernd kugelige Gestalt haben könne, indem nämlich der äquatoriale Durchmesser des Kerns um 3 bis 4 mm kleiner sein müsste als der von PAU gemessene, wenn GULLSTRAND's Masse für die Kernradien stimmen würden.

Über die Richtung der Verschiebung der Linsenteilchen macht GULLSTRAND folgende Angaben: «... daß die bei der Dickenzunahme der Linse stattfindende Verschiebung einzelner Teilchen in der Richtung nach der Achse zu den größten Betrag in der Äquatorialebene erreicht, und daß hier die der Linsenachse näherliegenden Teilchen sich mehr verschieben als die näher dem Äquator gelegenen.» Dagegen wendet PAU ein, daß, soll eine zentrale Verschiebung stattfinden, das Linsenparenchym eine große Schubelastizität aufweisen müsste. Diese sei aber, ähnlich wie für wäßrige Lösungen, für das Parenchym der jugendlichen Linse als verschwindend klein zu bezeichnen,

Durch ein Experiment zeigt PAU, daß durch Druck nur eine geringe Verkleinerung des Kerndurchmessers zu erreichen sei. Er benutzte dazu abgekühlte Säugerlinsen, mit der charakteristischen reversiblen kältebedingten Trübung des Kerns und imitierte die Druckwirkung der Linsenkapsel durch Quetschung der Linse zwischen zwei Objektträgern.

KLEIFELD mißt diesem Experiment keine Bedeutung zu, da es sich, sowohl das Substrat (Kältestar), wie auch die Krafteinwirkung (Quetschung zwischen zwei Objektträgern) betreffend um einen unphysiologischen, den Verhältnissen der Linsenstruktur *in vivo* keineswegs entsprechenden Versuch handle, dessen Ergebnis nicht als Gegenbeweis der GULLSTRAND'schen Theorie bewertet werden dürfe.

Da sich bei zunehmender Sklerosierung die Schubelastizität erhöht, räumt PAU ein, daß, wenn auch nur die jugendliche Linse kein intrakapsulärer Akkommodationsmechanismus im Sinn von GULLSTRAND anzunehmen sei, so doch im Alter eine durch ihn mitbedingte akkommodative Zunahme der Gesamtbrechkraft denkbar sei.

Während sich nach GULLSTRAND bei der Akkommodation die Linsenfasern gegeneinander verschieben, behauptet VOGT, daß die Formveränderung der Linse auf einer Verschiebung des weichflüssigen Faserinhaltes beruhe. Seine Ansicht wird gestützt durch seine Beobachtung von Verschiebungen in der Rinde auch in verflüssigtem Zustand. Außerdem werde die zwischen den Fasern liegende Kittsubstanz eine Verschiebung der Fasern gegeneinander verhindern. Einen intrakapsulären Akkommodationsmechanismus hatte schon YOUNG vermutet mit seiner Annahme, in der Linse befänden sich muskuläre Elemente. CRAMER, HELMHOLTZ UND V. WITTICH gelang es nicht, diese mit Hilfe von Wechselstrom an isolierten Kaninchen-, Hunde- und Vogellinsen nachzuweisen. In neuerer Zeit wurde die Auffassung von der muskulären Beschaffenheit der Linse von KRAUSS und von GILLESSEN wieder aufgegriffen. GILLESSEN gelang es, durch Einbringen von Histamin oder Acetylcholin in die Linse diese in ihre akkommodative Form zu bringen. KLEIFELD wendet dagegen ein, daß Spuren von Histamin oder Acetylcholin ins Kammerwasser und so zum Ciliarkörper gelangt sein und auf diese Weise die Akkommodation bewirkt haben könnten. Weiter wäre denkbar, daß diese Substanzen zu Stoffwechseleränderungen und damit zu reversibler Quellung der

Linse führen, wodurch eine Änderung der Brechkraft zustande kommen könnte. Die Versuche von GILLESSEN seien als Hinweis für kontraktile Eigenschaften der Linse zu werten, hätten aber keine Beweiskraft.

GILLESSEN führt weitere Anhaltspunkte für die vermutete Kontraktilität der Linsenfasern an: Bei dem oben beschriebenen Experiment mit Acetylcholin und Histamin erreichte die desakkommodative Hyperopie höhere Werte als die der Ausgangslage entsprechenden, d. h. der Tonus der Linsenfasern erschlafft nach Arbeitsleistung, wie das bei Muskelfasern der Fall ist. Die Linsenkapsel sei eine kutikuläre Abscheidung im Sinne des Sarkolemm, wie histochemische Untersuchungen von CHITTENDENS zeigten. Dieser Vergleich erscheint insofern nicht angebracht, als die Linsenkapsel nicht ein Abscheidungsprodukt der Linsenfasern darstellt, sondern vom Kapselepithel gebildet wird.

Auch die histologische Struktur der Linsenfaser deute auf ihre kontraktilen Eigenschaften: in der Rinde haben die Fasern untereinander glatte Ränder, im Kern erscheinen sie gezackt, was auf Sklerosierung schliessen lasse. Die Chondriosomen, für die allgemein Leitfähigkeit postuliert wird, zeigen in der sklerosierten Linse keine Anfärbbarkeit mehr.

GILLESSEN zieht aus diesen Tatsachen den Schluß, daß es sich bei den Linsenfasern nicht um «Protoplasmaschläuche oder elastische Fasern handelt, sondern um kontraktile Elemente ähnlich wie glatte Muskelfasern an anderen Organen.»

Unbeantwortet läßt GILLESSEN die Frage nach den zur angenommenen Kontraktion der Linsenfasern notwendigen Impulse. Da die Linse keine Nervenversorgung besitzt, ist es schwer vorstellbar, auf welchem Wege eine Kontraktion der Elemente dieses Organs zustande kommen sollte.

Nach der Auffassung von H. K. MÜLLER ist es, da die Linse eine ausgesprochene Struktur besitze und nach VOGT sich bei der Akkommodation der *Inhalt* der Fasern verschiebe, schwer vorstellbar, daß die Elastizität der Kapsel oder der Zug der Zonula allein ausreichen, um den Faserinhalt in so engen Kapillaren, wie sie die Linsenfasern darstellen, mit einer solchen Geschwindigkeit, wie sie beim Akkommodationsvorgang erforderlich ist, zu bewegen. Hierzu seien wahrscheinlich nur molekulare, in der Linsenfaser selbst wirkende Kräfte befähigt, die vermutlich ihre Energie aus den Stoffwechselvorgängen in diesen Fasern erhielten.

KLEIFELD hat anhand verschiedener Versuche zu zeigen versucht, daß der intrakapsuläre Akkomodationsmechanismus auf einer aktiven Beteiligung der Linsenfasern beruhe. Als erster stellte er fest, daß eine unter Strom stehende isolierte Linse ein größeres und unschärferes Bild entwirft. Wäre die Veränderung der Abbildung durch Änderung des Krümmungsradius oder des Totalbrechungsindex allein bestimmt, so müsste sich auch der Brennpunkt verschieben. Da das nicht der Fall ist, müssen sich Veränderungen im Innern der Linsenfasern abspielen, und zwar komme es zu einer Umordnung in der Micellarstruktur, was eine Zerstreuung des Lichts zur Folge habe und so eine Vergrößerung der Abbildung vortäusche.

An aufgetauten Gefrierschnitten von Kälber- und Rinderlinsen bei Applikation von Gleichstrom konnte KLEIFELD folgende Beobachtungen machen:

Bei der Beobachtung unter dem Phasenkontrastmikroskop zeigten sich dunkle und helle Bezirke in der Linsenfaser, die ohne Durchströmung homogenes Aussehen hatten. Die Fasern wurden teilweise dicker, teilweise dünner, was für eine Verschiebung des Faserinhaltes spreche. Die Nahtstellen zwischen den Fasern verbreiterten sich, der Verlagerung der Fasern gegeneinander entsprechend. Diese Veränderungen waren nur in jungen Linsen zu beobachten, während im Kern alter Linsen keine Stromwirkung festzustellen war.

Die Prüfung der elektrischen Erregbarkeit der Linsenfaser ergab einige Übereinstimmungen mit den Reizdaten für glatte Muskulatur, doch weist BETHE darauf hin, daß elektrische Reizung nicht den physiologischen Reiz für die glatte Muskulatur darstelle.

KLEIFELD schließt aus dem Verhalten der Linienfaser bei elektrischer Reizung, daß ziemlich sicher kein kontraktiles System im Sinne der quergestreiften Muskulatur vorliege. Hingegen sei auf Grund gewisser Ähnlichkeiten mit der glatten Muskulatur ein primitives kontraktiles System denkbar.

Für die durch elektrische Reizung hervorgerufenen Linsenfaserveränderungen gibt KLEIFELD drei Möglichkeiten an:

1. Die Eiweißkörper erfahren im elektrischen Feld eine Ausrichtung oder Verschiebung.
2. Gestreckte Eiweißkörper verändern ihre Struktur.
3. Die Inhaltsverschiebung kommt durch Potentialänderungen an der Linsenfasermembran oder an sonstigen Grenzflächen zustande,

Als anatomisches Substrat aller kontraktile Vorgänge werden heute hochmolekulare Fadenmoleküle angesehen, die unter bestimmten Bedingungen, zum Beispiel bei Zugabe von ATP, ihre Struktur verändern und dadurch eine Verkürzung oder Verlängerung der Fasern hervorrufen. In allen Muskeln und in vielen andern kontraktionsfähigen Gebilden sind diese Fadenmoleküle zu Fibrillen angeordnet. Langgestreckte Eiweißmoleküle wurden in der Linsenfaser von BÖHM festgestellt, eine Anordnung in Fibrillen wurde nicht nachgewiesen. Nach FRANÇOIS sprechen elektronenmikroskopische Untersuchungen gegen eine Fibrillenanordnung, während VALENTIN die für kontraktile Fibrillen charakteristische Doppelbrechung auch in der Linsenfaser festgestellt hat.

Die gleichen Linsenfaserveränderungen wie bei elektrischer Reizung sind nach KLEIFELD bei Anwendung von ATP, von Glaukosan und bei niedrigem pH festzustellen, während Acetylcholin, Histamin, Prostigmin, Reizung durch Druck und durch Wärme keinen Effekt hatten.

Zusammen mit den Linsenfaserveränderungen an den mit Gleichstrom gereizten Linsen stellte KLEIFELD charakteristische Stoffwechseleränderungen fest, deren Ausmaß vom Grad der Linsenfaserveränderung abhängig war. Der Gehalt an Zucker, Milchsäure, hydrolysierbarem Phosphat, Vitamin C und Glutathion nahm ab, während sich der Sauerstoffverbrauch erhöhte. Diese Feststellungen gelten für die isolierte Schweinelinse. Annähernd die gleichen Beobachtungen machte KLEIFELD bei akkommodierten Tauben- und Kaninchenlinsen, mit dem Unterschied, daß sich hier die Werte für Phosphat und Glutathion gegenüber dem nicht akkommodierten Zustand nicht veränderten. Fehlerhafte Werte infolge von Diffusion der in Frage stehenden Substanzen ins Kammerwasser konnten durch Kontrolluntersuchungen ausgeschlossen werden.

Nach KLEIFELD sind diese Stoffwechseleränderungen wahrscheinlich nicht Folge einer durch die Kapsel elastizität bedingten passiven Linsenfaserverschiebung, da eine durch Massage mit Objektträger oder durch Ultraschall hervorgerufene passive Linsenfaserverschiebung keine der oben beschriebenen Stoffwechseleränderungen zur Folge hatten. Es seien deshalb für die Akkommodation aktive Vorgänge in der Linsenfaser selbst anzunehmen. Das Wahrscheinlichste sei wohl, daß die Linsenfaser bei der Akkommodation Energie, von der ATP geliefert, verbrauche. Die Adenosin-

triphosphorsäure werde durch die Energiebildung beim Abbau von Glucose, resp. von Milchsäure, wiedergewonnen. Der vermehrte Sauerstoffverbrauch nach Beendigung der Akkommodation spreche für Restitutionsvorgänge. Dieser Tätigkeitsstoffwechsel setze die Fähigkeit zur Energiebildung, d. h. also zur ATP-Bildung, voraus. KLEIFELD konnte mit Hilfe von markiertem Phosphor nachweisen, daß sich bei Kälberlinsen auch im Kern Adenosintriphosphorsäure bilde. Das war in den Linsen alter Rinder nicht der Fall. Es seien also nicht nur die energetischen Voraussetzungen für eine Beteiligung der Linsenfaser am Akkommodationsvorgang gegeben, sondern es zeige sich auch, daß diese entsprechend der Akkommodationsabnahme im Alter verschwinde. Die energetischen Voraussetzungen für den GULLSTRAND'schen intrakapsulären Akkommodationsmechanismus seien also vorhanden. Durch die vorgängigen Experimente sei zwar kein Beweis erbracht für die aktive Beteiligung der Linsenfaser an der Akkommodation, doch eine Reihe von Hinweisen «. . . die unsere Annahme eines aktiven Mitwirkens der Linsenfaser am intrakapsulären Akkommodationsmechanismus mehr oder weniger wahrscheinlich machen.»

PAU hält den Ausführungen von KLEIFELD entgegen, daß, da durch Gleichstrom keine Änderung der Oberflächenkrümmung der Linse hervorzurufen sei, eine Änderung der Faserlänge ausgeschlossen werden könne, und weist darauf hin, daß im Gleichstrom die Teilchen nach Volumen und Ladung, also im Sinn der Elektrophorese, wandern, also nicht nach den Gesetzen muskelspezifischer Vorgänge. Auch die Linse bestehe aus solchen Teilchen (Eiweiße, Elektrolyte). Es sei also durchaus möglich, daß es sich bei den KLEIFELD'schen Ergebnissen um einen unspezifischen elektrophoretischen Effekt handelte.

DISKUSSION

Die vorliegende Überarbeitung der Literatur über den Akkommodationsvorgang zeigt deutlich, daß die physikalischen Abläufe, die den Zuwachs und die Umordnung der Linsenbrechkraft unter der raschen Anpassung des Auges auf wechselnde Entfernungen bewirken, noch keineswegs in allen Einzelheiten bekannt sind. Von den bekannten Akkommodationsvorgängen kann ein

Teil noch in keinen plausiblen Kausalzusammenhang gestellt werden. So bleibt der ganze Komplex des Akkommodationsvorgangs auch heute noch in einer gewissen Unsicherheit von Hypothesen.

Folgende Abläufe können als gesichert gelten:

1. Die Wölbungszunahme der Linse unter der Naheinstellung entspricht der Annäherung der Linse an die Ruhelage, d. h. an den Zustand, in dem sich eine isolierte Linse ohne die Einwirkung verformender äußerer Kräfte befindet.

2. Die Annäherung der Linse an die Ruhelage während der Naheinstellung des Auges wird ermöglicht durch den nachlassenden Zug der Zonulafasern. Die Abflachung der Linse bei der Ferneinstellung ist dagegen das Resultat einer Anspannung der Zonulafasern.

3. Der wechselnde Spannungszustand der Zonulafasern ist eine Funktion der parasympathisch-sympathisch innervierten Ciliarmuskulatur, die mit Pupillenbewegungen und Aktionen der äußeren Augenmuskeln zur Koordination der optischen Augenachsen im Sinne der Naheinstellung gekoppelt ist. Die Deutung der Muskelmechanik des Ciliarkörpers ist schwierig und noch nicht frei von hypothetischen Gesichtspunkten. Es steht jedoch fest, daß die Entspannung der Zonulafasern durch eine Verschiebung der Maße des Ciliarkörpers nach vorne bewirkt wird, während bei angespannten Zonulafasern die Ciliarmuskulatur orwärts verschoben ist.

4. Die Wölbungsänderungen der vorderen und hinteren Linsenfläche bei der Akkommodation sind im Prinzip bekannt. Die Linsenrückfläche ändert ihre Wölbung zwischen Fern- und Nahpunkt des Auges nur minimal. Die entscheidende Änderung kommt der Vorderfläche zu, die vor allem dadurch bemerkenswert ist, daß sie asphärisch erfolgt in der Weise, daß bei Naheinstellung ein flacher zentraler Lenticonus anterior entsteht.

5. Die Formveränderung der Linse bei der Akkommodation vermag, wie GULLSTRAND berechnet hat, nur etwa zwei Drittel des erreichbaren Brechkraftzuwachses zu erklären, das restliche Drittel muß auf Veränderungen im Innern der Linse zurückgeführt werden, die geeignet sind, den Brechungsindex zumindest der axialen Linsenbereiche durch Änderung der Krümmungsradien der Isoindicialflächen zu steigern und abzuschwächen.

Den Akkommodationsvorgang als Ganzes, als komplexes biologisches Problem zu würdigen, würde im Rahmen dieser Arbeit zu weit gehen. Es sollen nur die Vorgänge an und in der Linse ausführlicher betrachtet werden, doch scheint es zu ihrem Verständnis notwendig, einen kurzen Überblick über das funktionelle Zusammenwirken des die Nah- und Ferneinstellung des Auges bewirkenden Systems zu geben. Darunter wird einerseits der parasymphatisch-symphatisch gesteuerte Ciliarmuskel, andererseits die funktionelle Einheit des Komplexes Bruch'sche Membran-Zonula-Linsenkapsel verstanden.

HENSEN UND VÖLKERS konnten durch ihren Nadelversuch zeigen, daß sich die Aderhaut bei der Akkommodation nach vorn bewegt. Eine an der Übergangsstelle von Ciliarkörper und Aderhaut in den Bulbus eingestochene Nadel neigte sich bei Akkommodation des Auges nach hinten. Das bedeutet, da die Durchtrittsstelle der Nadel durch die festbleibende Sklera als Drehpunkt wirkt, Verlagerung der vor der Nadel liegenden Teile nach vorn. MEESMANN hat die akkommodative Vorwärtsbewegung der Aderhaut bestätigt. Nach ROHEN bewirkt der Ciliarmuskel die akkommodative Entspannung der Zonula nicht auf direktem Wege, sondern greift als regulierender Faktor in das elastische System Aderhaut-Zonula-Linsenkapsel ein. Wie GULLSTRAND in seiner Theorie des doppelten Antagonismus beschreibt, steht der Kraft des Ciliarmuskels der elastische Widerstand der Aderhaut entgegen, der mit der Spannung der Aderhaut wächst, andererseits schon die nachlassende Spannung der Zonula die elastische Kraft der Linsenkapsel. Der Ciliarmuskel bildet demnach einen Schutzmechanismus für das funktionelle Gleichgewicht der elastischen Einheit Bruch'sche Membran-Zonula-Linsenkapsel?

Hinsichtlich des Ablaufs des Akkommodationsvorganges konzentriert sich das Interesse auf folgende noch ungeklärte Punkte:

1. Wie entstehen die Kräfte, die die Linse entgegen ihrer Ruhelage und bei im wesentlichen entspannter Akkommodationsmuskulatur in ihre abgeflachte Form der Ferneinstellung zwingen?

2. Welche Kräfte bewirken, daß die hintere Linsenfläche während des Akkommodationsvorganges nahezu unverändert bleibt, während die Vorderfläche eine deutliche Verformung mit axialem Conus zeigt,

3. Was ist das Substrat des intracapsulären Akkommodationsmechanismus, durch welche Faktoren wird er ausgelöst und welche Beziehungen hat er zur äußern Akkommodation?

Die conoidale Formveränderung der Linse bei der Akkommodation, die vorwiegend die Linsenvorderfläche betrifft, ist Gegenstand widersprechender Deutungen gewesen. Die TSCHERNING'sche Hypothese, daß die von ihm erstmals beschriebene conoidale akkommodative Form der Linse durch den Zug der Zonulafasern bewirkt werde, hat nur noch historisches Interesse, da es durch die Beobachtung des akkommodativen Absinkens der Linse als erwiesen gelten darf, daß beim Akkommodationsvorgang kein vermehrter Zonulazug, sondern im Gegenteil eine Entspannung des Aufhängeapparates wirksam wird. Der Grund für die asphärische Wölbungszunahme der Linsenvorderfläche bei der Akkommodation dürfte am ehesten in der Beschaffenheit der Linsenkapsel zu suchen sein, die in der Mitte ihre geringste Dicke aufweist und infolgedessen an dieser Stelle am besten ausweichen kann. Auf die scheinbar analogen Verhältnisse an der hinteren Kapsel soll später eingegangen werden. Für die beschriebene Deutung spricht besonders auch die Tatsache, daß an Linsen niederer Säugetiere (Schaf z. B.), die nur über eine geringe Akkommodationsbreite verfügen und deren Kapsel gleichmäßige Dicke zeigt, kein Lenticonus entsteht, wenn die Zonula durchtrennt wird (FINCHAM). Der Ausgleich des Lenticonus bei der abgeflachten, desakkommodierten Linse muß auf die Straffung der Linsenkapsel durch den gesteigerten Zonulazug in diesem Zustand bezogen werden.

Vieles spricht indessen dafür, daß für die typische Linsenverformung auch Kräfte im Innern der Linse verantwortlich sind, die mit der Elastizität der Kapsel in einem Gleichgewicht stehen. Es sind verschiedene Möglichkeiten denkbar für einen solchen Mechanismus:

1. Die Linsensubstanz hat eine Eigenelastizität mit Tendenz, die typische Form des akkommodierten Zustandes herzustellen.

2. der kolloidosmotische Druck im Linseninnern wirkt sich auf der relativ entspannten Kapsel der akkommodierten Linse am deutlichsten im Bereich der dünnsten Stellen aus. Hier drängt sich der Einwand auf, daß dann gerade die besonders dünne hintere Linsenkapsel der bedeutendsten Formveränderung ausgesetzt sein müsste. Daß dies nicht der Fall ist, wird erst dann erklärlich, wenn man den Spannungszustand der schon ad maximum gedehnten

hinteren Kapsel berücksichtigt, der keine wesentliche Änderung der Dehnung zuläßt und somit ein Ausweichen verhindert.

3. Die äußere akkommodative Formänderung der Linse läßt, da die Linsensubstanz keine homogene Masse ist, sondern eine wohlgeordnete Struktur besitzt, vermuten, daß, da sich das Volumen der Linse bei der Akkommodation gleich bleiben muss, Verschiebungen innerhalb der Linsenstruktur stattfinden.

Nach ROHEN hat die Linse, und zwar ist damit ausdrücklich die Linsensubstanz gemeint, eine erstaunliche Eigenelastizität und die ständige Tendenz zu größerer Wölbung ihrer Oberfläche. ROHEN vergleicht die Linsenfasern mit gespannten elastischen Stäben, die gegen die Spannung der Kapsel arbeiten. Eine solche Eigenelastizität des Linsenparenchyms ist jedoch bis heute nicht bewiesen. Als stichhaltiges Argument dagegen darf man wohl die Beobachtung anführen, daß eine Linse, deren Kapsel entfernt wurde, keine Neigung zeigt, ihre Form zu ändern. Das müsste geschehen, wenn die Linsensubstanz elastisch wäre. Es stellt sich die Aufgabe, umfassendere Kenntnisse über die Elastizität und Kompressibilität des Linsenparenchyms, sowohl der Fasern als auch der Kittsubstanz, zu gewinnen. Die elastischen Eigenschaften und die Dehnbarkeit der Linsenkapsel und der Zonula sind von v. PFLUGK eingehend untersucht worden, doch wäre das von ihm vernachlässigte Problem der hetero- oder homotropen Elastizität der Linsenkapsel (NORDENSON) näher zu prüfen. Dadurch könnte möglicherweise ein Beitrag geleistet werden zum besseren Verständnis des akkommodativen Lenticonus.

Nach PAU können die elastischen Kräfte der Kapsel, die für die akkommodativen Formveränderungen der Linse notwendig sind, nur durch eine Dehnung der Kapsel im nicht akkommodierten Zustand bereit gestellt werden. Diese Dehnung komme nicht allein durch den Zonulazug zustande, sondern werde auch durch den kolloidosmotischen Druck der Linseneiweiße bewirkt. Wenn man berücksichtigt, daß die Zonula neunmal (v. PFLUGK) größere Dehnbarkeit als die Kapsel besitzt und daher nur ein geringer Teil ihrer Zugkraft an der Linsenkapsel zur Auswirkung kommen kann, so ist es gut vorstellbar, daß die für die akkommodative Formveränderung der Linse benötigte elastische Vordehnung der Kapsel durch Zonulazug und kolloidosmotischen Druck der Linseneiweiße gemeinsam aufgebracht werden muß. Im Gegensatz zu der vermuteten Eigenelastizität handelt es sich beim kolloidosmotischen

Druck der Linsensubstanz um eine wenigstens an Tierlinsen bekannte Größe. Eine Abgrenzung der in verschiedenen Akkommodationsphasen von außen und innen auf die Linsenkapsel wirkenden Kräfte steht jedoch aus.

Für die geringen akkommodativen Formveränderungen der hinteren Linsenfläche bieten sich zwei Erklärungsmöglichkeiten an. Die dünne hintere Kapsel dürfte sich in allen Wölbungszuständen der Linse nahe am Ende ihres Dehnungsbereiches befinden, sodaß die bei der Akkommodation auftretenden Kräfteverschiebungen ohne deutlichen Effekt auf die Größe der hintern Linsenfläche bleiben. Andererseits scheint auch die Art der Befestigung des Aufhängeapparates für die stabile Wölbung der hintern Linsenfläche von Bedeutung zu sein. Nach ROHEN entspringen die an der Linsenvorderfläche angreifenden Zonulafasern sehr weit hinten am Orbiculus ciliaris. Da dort die größten akkommodativen Verschiebungen des Ciliarmuskels stattfinden, scheint es einleuchtend, daß sich die größten akkommodativen Formveränderungen an der Vorderfläche abspielen. Die Lage der zur Hinterkapsel führenden Zonulafasern spricht dagegen für ihre statische Funktion. Diese kurzen Fasern müssen wohl als der hauptsächliche Halteapparat der Linse aufgefaßt werden, der den Linsenkörper besonders von Verlagerungen nach hinten abhält und damit auch die sagittale Komponente des Zuges der langen Zonulafasern bei der Ferneinstellung des Auges abfängt. Jedenfalls deutet der Ursprung der an der Hinterfläche ansetzenden kurzen Zonulafasern am Vorderabschnitt des Ciliarkörpers nicht auf eine ähnliche dynamische Funktion dieser Fasern, wie sie von den langen Fasern der Vorderfläche angenommen werden muß.

Nachdem der beschriebene Ansatz und Ursprung der Zonulafasern nach SALZMANN als gesichert betrachtet werden darf, müsste die dadurch bedingte Wirkung der Zonula auf die Linsenflächen und ihre akkommodative Verformung durch einen entsprechenden Modellversuch erhärtet werden, wobei auch die unterschiedliche Dicke der Linsenkapsel und ihr unterschiedlicher Spannungszustand sowie die physikalischen Eigenschaften der Linsensubstanz berücksichtigt werden müssten. Unseres Wissens existiert ein solches Modell, das allen für die akkommodative Formveränderungen der Linse in Frage kommenden Faktoren Rechnung trägt, nicht. Wohl konnte PRIESTLEY SMITH 1898 anhand eines aus einem Stahlreif unterschiedlicher Stärke konstruierten Modells eines Sagittal-

schnitts durch die Linsenkapsel zeigen, daß durch Nachlassen eines an diesem Reif ansetzenden lateralen Zuges die ursprünglich gleichmäßige Wölbung des Reifes in eine konoidale Form übergeht. Nicht berücksichtigt ist in diesem Modellversuch das Verhalten der hintern Linsenkapsel, außerdem läßt er keine Schlüsse zu auf die angenommene Fähigkeit der Kapsel, verformend auf den Linseninhalt zu wirken. Dieser Eigenschaft der Kapsel trägt das ebenfalls einen Sagittalschnitt durch die Linse darstellende Modell von FINCHAM Rechnung, indem die äußern Schichten der Linsensubstanz durch ein entsprechend zugeschnittenes Stück Hartgummi repräsentiert wird. Die Kapsel wird durch einen Stahlreif, die Zonula durch Stahlfedern dargestellt. Aus dem Experiment geht hervor, daß bei Nachlassen des Zuges der Federn die Hartgummimasse in eine mehr konvexe Form modelliert wird. Über das verschiedenartige Verhalten der vordern und der hintern Linsenkapsel bei der Akkommodation sagt der Versuch nichts aus. Der Vergleich der verwendeten Substanzen (Stahl und Hartgummi) mit dem Linsengewebe kann ohnehin nur eine grobe Annäherung an die Verhältnisse bei der Linse sein und die physikalischen Gegebenheiten des Gewebes niemals vollständig erfassen. So wird z. B. die Dehnbarkeit der akkommodativen Formveränderungen unterworfenen Gewebe – Kapsel und Zonula – gänzlich vernachlässigt. Daß diese Größe eine bedeutende Rolle spielt beim Akkommodationsvorgang, konnte PAU durch seine Messungen belegen. Sie ergaben – unter physiologischen Bedingungen, wie sie bei der Akkommodation vorliegen, und bei hundertprozentiger Elastizität von Kapsel und Zonula – die kleinsten Werte für die Dehnbarkeit der Vorderkapsel (11% bei einer Belastung von 2,5 g), es folgt die hintere Kapsel mit 16% bei gleicher Belastung, den höchsten Wert erreicht die Zonula mit 25%. Diese Verhältnisse imitiert PAU – wenn auch nur auf approximative Weise – in seinem aus einem Gummiballon bestehenden Linsenmodell. Die weniger dehnbare, dickere Linsenvorderkapsel wird durch Überkleben eines Teils des Ballons mit einem zweiten Gummistück dargestellt, vier Gummistreifen repräsentieren die Zonula. Durch gleichmäßige Anspannung der Gummizüge erhält man eine dem wachsenden Zug parallel laufende zunehmende Abplattung des der vordern Linsenkapsel entsprechenden Teils, während die die Hinterkapsel darstellende dünnere Gummischicht nur eine minime Veränderung erfährt. Umgekehrt muß das Nachlassen des Zuges das Linsenmodell in seine ursprüngliche Form

zurückbringen, der zuvor stärker deformierte, die Vorderkapsel darstellende Teil wird also die größere Formveränderung durchmachen, um in die Ausgangslage zurückzugelangen. Daraus ergibt sich die Bedeutung des Spannungszustandes der hintern Linsenkapsel, der eine maßgebliche Größe für die im Vergleich mit der akkommodativen Formveränderung der Vorderkapsel geringfügigen akkommodativen Wölbungszunahme der hintern Linsenfläche darstellen dürfte. Auch dieser Modellversuch wird den tatsächlichen Verhältnissen nur zum Teil gerecht, da die Verschiedenheit der Ansatzwinkel der Zonulafasern an der Linsenvorder- und -rückfläche nicht berücksichtigt sind und man sich infolgedessen auf Grund dieses Versuches keine Vorstellung davon machen kann, in welchem Ausmaß die geringere akkommodative Wölbungszunahme der hintern Linsenfläche der Beschaffenheit ihrer Kapsel, und in welchem Ausmaß der gerichteten Kraft der Zonula zuzuschreiben ist.

Die besprochenen Modellversuche erheben keinen Anspruch auf vollständige Darstellung des Akkommodationsproblems. Sie befassen sich ausschließlich mit aus dem Zusammenhang herausgegriffenen Teilvorgängen, ohne den akkommodativen Formveränderungen der Linse als einheitlichem Geschehen Rechnung zu tragen. Ein Linsenmodell, das alle zur Diskussion stehenden Faktoren in sich vereinigt, existiert unseres Wissens nicht. Der Sinn und die Aufgabe eines solchen Modells wäre, das Zusammenwirken der verschiedenen physikalischen Kräfte und ihre gegenseitigen Beeinflussung zu erfassen, wobei nicht außer acht gelassen werden darf, daß aus einer mechanischen, nur bedingt materialgerechten technischen Wiedergabe eines lebenden funktionellen Systems nur mit entsprechenden Vorbehalten auf die tatsächlichen Verhältnisse geschlossen werden kann.

Im physikalischen Ablauf am meisten umstritten und am wenigsten durch Untersuchungsbefunde erhellt ist die Frage der intracapsulären Akkommodation. Aus der bereits von GULLSTRAND nachgewiesenen Tatsache, daß die Zunahme der Wölbung der Linsenkapsel bei der Nahakkommodation nicht ausreicht, den Brechkraftzuwachs zu erklären, muß angesichts des stabilen Linsenorts im menschlichen Auge zwingend auf eine Erhöhung des Brechungsindex im Innern der Linse mit zunehmender Naheinstellung geschlossen werden.

Nicht nur der Krümmungsradius der Linsenoberfläche ändert sich bei der Naheinstellung, sondern auch die Isoindicialflächen zeigen vermehrte Wölbung, wobei sich eine Zunahme des Krümmungsradius vor allem der innern Isoindicialflächen zeigt (GULLSTRAND). Daß ein solcher Vorgang nicht ohne erhebliche Substanzverschiebungen im Innern der Linse vor sich gehen kann, scheint einleuchtend, zumal das Volumen der Linse bei der Akkommodation gleich bleiben muß.

Über die Art und Weise dieser Substanzverschiebungen gehen die Ansichten auseinander.

Eine Flüssigkeitsverschiebung durch die Wände der Fasern ist nach GULLSTRAND wegen der Schnelligkeit der für den Akkommodationsvorgang erforderlichen Veränderungen nicht möglich. Bei der akkommodativen Annäherung der Linse an die Kugelform und bei der entakkommodiert abgeplatteten Linse handelt es sich um extreme Zustände, die ohne Substanzverschiebung nicht denkbar sind. GULLSTRAND hat Verschiebungen der Linsenfasern gegeneinander angenommen. Eine Verschiebung des Faserinhaltes (VOGT) wäre denkbar, doch ist dagegen eingewandt worden (H. K. MÜLLER), daß eine solche Flüssigkeitsverschiebung in sehr engen Kapillaren einen enormen Kraftaufwand von seiten der Kapsel und der Zonula erfordern würde, um die akkommodative Brechkraftzunahme zu ermöglichen, es sei denn, die erforderliche Energie würde in der Linsenfaser selbst gebildet, z. B. durch Stoffwechselvorgänge. Das ist, wie KLEIFELD gezeigt hat, tatsächlich der Fall, indem ähnlich wie in der Muskelfaser durch den Zerfall von ATP Energie freigesetzt wird.

Energieverbrauch und Ausmaß der Wiedergewinnung energiereicher Phosphate weisen in jugendlichen akkommodationsfähigen gegenüber alten, akkommodationsunfähigen Linsen beträchtliche Unterschiede auf. In durch elektrische Reizung des Ciliarmuskels zur Akkommodation gebrachten Taubenlinsen wird eine Abnahme von Glucose und Milchsäure gefunden, während der Sauerstoffverbrauch nach Reizschluß erheblich gesteigert ist. Diese Stoffwechselveränderungen konnten nur in der akkommodierten Linse, nicht aber nach mechanischer Reizung der Linse durch Massage oder Beschallung hervorgerufen werden. KLEIFELD schließt daraus, daß die Stoffwechselveränderungen wahrscheinlich nicht Folge einer durch die Kapsel elastizität bedingten passiven Linsenfaserverschiebung bei der Akkommodation sind, sondern als Aus-

druck aktiver Vorgänge an der Linsenfaser gewertet werden dürfen. Ein solcher Tätigkeitsstoffwechsel ist nur unter der Voraussetzung denkbar, daß die Linsenfaser zum Aufbau energiereicher Phosphate befähigt ist. Hier zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen alten und jungen Linsen. So konnte KLEIFELD zeigen, daß im Extrakt junger Linsenkerne ATP in bedeutenden Mengen gebildet wird, während in Extrakten von Linsenkernen alter Rinder nur eine sehr geringe ATP-Bildung nachgewiesen wurde. Die Abhängigkeit der genannten Stoffwechselvorgänge von der Akkommodation – mechanische Reizung der Linse vermag sie nicht auszulösen – und die Tatsache der größten Fähigkeit zur Energiebildung in den Teilen der Linse, die nach GULLSTRAND den größten akkommodativen Verschiebungen unterworfen sind, dürfen als Hinweis auf an der Linsenfaser während der Akkommodation stattfindende aktive Veränderungen gelten. Wenn auch berücksichtigt werden muß, daß der Stoffwechsel der Linse wohl im wesentlichen ihrem Wachstum und dem zur Garantie der Durchsichtigkeit nötigen Aminosäureumsatz dienen dürfte, so ist doch unbestritten, daß sich an der Linse Stoffwechselvorgänge abspielen, die in einer engen Beziehung zur Akkommodation stehen, so daß ein ursächlicher Zusammenhang wahrscheinlich erscheint.

Eine passive Verschiebung der Linsensubstanz ist nicht nur wegen der besprochenen, auf aktive Vorgänge an der Linsenfaser deutenden Stoffwechselvorgänge kaum vorstellbar. Auch der strukturierte Aufbau der Linsensubstanz, die ja nicht eine homogene Masse darstellt, spricht gegen diese Annahme. Bei der wohlgeordneten Faserstruktur der Linse ist nichts anderes denkbar, als daß die Linsenfaser sich gegeneinander verschieben, wobei der auslösende Faktor für diesen Mechanismus noch ungeklärt ist.

Wie könnte es zu einer akkommodativen Linsenfaser Verschiebung kommen? GILLESSEN vermutete auf Grund seiner pharmakologischen Versuche kontraktile Eigenschaften der Linsenfaser. Die Resultate der elektrischen Reizung der Linse und die in ihr vor sich gehenden Stoffwechselveränderungen lassen zwar eine gewisse Ähnlichkeit mit Gegebenheiten der Muskulatur vermuten, dürfen aber nicht als Beweis einer Kontraktilität der Linsenfaser gewertet werden. Um darüber Aufschluß zu erhalten, müsste man Aktionspotentiale von Fasern akkommodierter und nicht akkommodierter Linsen ableiten, was bis heute nicht gelungen ist (KLEIFELD), und auch daraus könnte man nicht unbedingt schließen, daß sich die

Linsenfaser wirklich kontrahiert. Es ist schwer vorstellbar, durch welche Faktoren eine Kontraktion der Linsenfaser angeregt werden sollte, besonders wenn man berücksichtigt, daß keine Nervenfasern zu- oder von der Linse wegführen. Außerdem können die durch Gleichstrom hervorgerufenen Linsenfaseränderungen darauf beruhen, daß sich Ausrichtung und Struktur der Eiweißkörper im elektrischen Feld verändern, oder daß Potentialänderungen an der Linsenfasermembran zu den Verschiebungen führen. Einleuchtender als die Annahme kontraktile Eigenschaften der Linsenfaser erscheint die Vorstellung, daß der intrakapsuläre Akkommodationsmechanismus durch einen mechanischen Faktor ausgelöst wird. Das Volumen der Linse bei verschiedenen Formzuständen bleibt gleich. Die Linsenoberfläche ist bei der akkommodativen Annäherung an die Kugelform am kleinsten, bei der Abflachung im entakkommodierten Zustand am größten. Die Oberflächendifferenz bei verschiedenen Formzuständen muß durch die Elastizität der Kapsel aufgefangen werden. Der wechselnde Dehnungszustand der Kapsel mit den laufenden Formveränderungen der Linse bedingt, daß der Linseninhalt unter wechselndem Druck steht. Abflachung muß Druckerhöhung, Annäherung an die Kugelform Druckerniedrigung bedeuten.

In dem mit der Linsenform wechselnden Druck liegt ein synchron mit der Formveränderung auftretender Faktor vor, der in seinem Wesen geeignet sein könnte, auf den Inhalt der Linse zu wirken und möglicherweise den intrakapsulären Akkommodationsmechanismus auszulösen. Ob solche geringe Druckschwankungen auf die Faserumordnung oder auf den Faserinhalt, vielleicht nur auf feinste Strukturen im Faserinhalt, einwirken, steht dahin.

Der schwankende Grund, auf dem alle Erörterungen des intrakapsulären Akkommodationsmechanismus stehen, ist offenkundig. Untersuchungen über das Verhalten der physikalischen Feinstruktur des Linseninhaltes, die sicher großen methodischen Schwierigkeiten begegnen, könnten vielleicht neue Ausblicke schaffen und uns verständlich machen, auf welche Weise die in Frage kommenden geringen Kraftverschiebungen in der Linse zu einer so auffälligen Indexzunahme führen.

Die elektronenmikroskopisch erfaßbare Struktur der Linsenfaser weist einige Besonderheiten auf, die für den intrakapsulären Akkommodationsmechanismus von Bedeutung sein dürften. Insbesondere scheint die Art der Verbindung der Linsenfaser unter-

einander für die vermuteten akkommodativen Substanzverschiebungen von Bedeutung zu sein.

MISSOTTEN stellte fest, daß die Linsenfasern durch «attaches en bouton de col» miteinander verzahnt sind. FUTAGATI beschreibt längliche Fortsätze, die seitlich von den Linsenfasern abgehen und möglicherweise eine Verzahnung des Linsenfasersystems darstellen. Es wäre denkbar, daß durch eine solche enge Verbindung der Linsenfasern untereinander ihrer akkommodativen Verschieblichkeit Grenzen gesetzt sind, während sich die Vermutung VOGT's, die Kittsubstanz zwischen den Linsenfasern bilde ein Hindernis für ihre Verschiebung gegeneinander, dadurch entkräftet wird, daß sich zwischen den Fasern nur ein schmaler interzellulärer Spalt befindet, dessen nähere substantielle Beschaffenheit nicht bekannt ist (HECK UND KLEIFELD).

Aus der elektronenmikroskopisch nachgewiesenen Fibrillen-anordnung im Protoplasma der Linsenfasern aus den tiefen Schichten (FRANÇOIS, MISSOTTEN) auf eine spezielle Funktion der Linsenfaser im Sinne der Kontraktilität zu schließen, ist nicht angängig. Es ergibt sich die Aufgabe, durch elektronenmikroskopische Untersuchung der Linsenfasern im akkommodierten und nicht akkommodierten Zustand die bis jetzt gewonnenen Kenntnisse über die akkommodativen Verschiebungen der Linsenfasern zu ergänzen und weiterzuführen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Zusammenstellung unserer Kenntnisse über den Akkommodationsvorgang zeigt, daß es sich bei der Einstellung des Auges auf verschiedene Distanzen um ein komplexes biologisches Geschehen handelt, dessen Wesen durch die bis heute gewonnenen Forschungsergebnisse nur zum Teil erklärt werden kann. Von den Vorgängen im Ablauf der Akkommodation darf die Entspannung der Zonula unter der parasymphisch innervierten Aktion des Ciliarmuskels als gesichert gelten; sie führt zu den ausführlich beschriebenen Form- und Lageveränderungen der auf die Nähe eingestellten Linse. Von diesen ist vor allem die Zunahme der Wölbung der Linsenvorderfläche mit Ausbildung eines leichten Lenticonus zu nennen, während der hinteren Linsenfläche nur ein auffällig geringer Anteil an akkommodativem Krümmungszuwachs

zukommt. Wie wir gesehen haben, dürfte dieses Phänomen im wesentlichen durch zwei Faktoren eine Erklärung finden: erstens durch die elastischen Eigenschaften der an der Linsenvorderfläche dickern, an der Hinterfläche dagegen wesentlich dünnern Linsenkapsel, und zweitens durch den unterschiedlichen Spannungszustand von vorderer und hinterer Kapsel, der wesentlich von der Dehnbarkeit der Kapsel und von der Ansatzrichtung des Zonulazuges abhängt. Aus Ursprung und Ansatz der Zonulafasern ergibt sich, daß auf die vordere Linsenkapsel ein mit der Nah- und Ferneinstellung stark wechselnder Zug ausgeübt wird, während die Spannungsänderungen der hinteren Kapsel nur gering sein können. Die durch Entspannung des Aufhängeapparates der Linse zustandekommende Wölbungsänderung der vordern Linsenoberfläche wird äußere Akkommodation genannt. Sie genügt nicht, um den tatsächlichen Brechkraftzuwachs der Linse bei der Akkommodation zu erklären. Bei der akkommodativen Wölbungszunahme der Linse steigt gleichzeitig deren Brechungsindex in der Weise, daß bei dem Vorgang auch die Wölbung der Isoindizialflächen zunimmt, wobei sich die innern Isoindizialflächen am meisten verändern. Der Brechkraftzuwachs der akkommodierten Linse wird dadurch größer, als die Krümmungszunahme der vorderen Linsenkapsel erwarten läßt.

Als eigentliches Substrat des innern Akkommodationsmechanismus wird, wie wir gesehen haben, die funktionelle Bedeutung der Faserstruktur angenommen. Über die an der Linsenfaser sich abspielenden Vorgänge sind verschiedene Ansichten geäußert worden. Kontraktilität der Linsenfaser konnte nicht nachgewiesen werden. Ein durch die Akkommodation, nicht aber durch mechanische Reizung auslösbarer Tätigkeitsstoffwechsel der Linse läßt die Vermutung zu, daß es sich bei der innern Akkommodation nicht um eine passive Verschiebung der Linsenfaser handelt, sondern daß ihre aktive Beteiligung an den akkommodativen Verschiebungen angenommen werden darf. In diesem Sinne sprechen auch die Unterschiede im Aufbau energiereicher Phosphate bei jugendlichen akkommodationsfähigen und alten akkommodationsunfähigen Linsen. Diese Erkenntnisse dürfen aber nur als Hinweise ohne Beweiskraft genommen werden. Aufschluß über an der Linsenfaser stattfindende akkommodative Änderungen könnte unter Umständen die elektronenmikroskopische Untersuchung von Linsengewebe im akkommodierten und im akkommodationslosen Zu-

stand bringen. Eine bessere Kenntnis des intrakapsulären Akkommodationsmechanismus dürfte außerdem durch weitere Erforschung der Diskontinuitätszonen und ihrer Veränderung in Abhängigkeit von der Akkommodation gewonnen werden.

LITERATURVERZEICHNIS

- ALPERN, M.: Accommodation; in DAVSON's The Eye, vol. 3, pp. 191–230 (Academic Press, New York and London 1962).
- BABEL, J. UND BAUD, CH.: La texture submicroscopique du cristallin humain. *Atti soc. oftal. ital.* 14: 153–156 (1964).
- BETHE: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, vol. 2. cit. GILLESSEN, P.: Experimentaluntersuchungen zur Frage der Kontraktilität der Linsenfasern. *Graefes Arch. Ophthal.* 138: 598–619 (1938).
- BÖHM, G.: Über die Feinstruktur der Linsenkapsel. *Klin. Mbl. Augenheilk.* 92: 452–455 (1934).
- BONNET, R.: Sur certaines particularités de la vision de l'œil aphaque. *Bull. Soc. Ophthal. France* 64: 147–158 (1964).
- CASPARY, H.: Probleme um Akkommodation und Refraktionsänderung. *Med. Klin.* II: 1717–1719 (1931).
- CHITTENDENS: cit. GILLESSEN, P.: Experimentaluntersuchungen zur Frage der Kontraktilität der Linsenfasern. *Graefes Arch. Ophthal.* 138: 598–619 (1938).
- CIBIS, P.A.: Microscopy with a new illumination technique. – *Amer. J. Ophth.* 42: 278–288 (1956).
- CRAMER: Tijdschrift der Maatschappij vor Geneeskunde. *Neederlandisch Lancet* 1851. Zit. n. HELMHOLTZ, H.: Handbuch der physiologischen Optik. 3. Aufl. vol. I (Leopold Voß, Hamburg und Leipzig, 1909).
- DESCARTES: *Traité de l'homme*, cit. GILLESSEN, P.: Experimentaluntersuchungen zur Frage der Kontraktilität der Linsenfasern. *Graefes Arch. Ophthal.* 138: 598–619 (1938).
- ERGGELET, H.: Die Refraktion und die Akkommodation und ihre Störungen. In: *Kurzes Handbuch der Ophthalmologie* vol. II, 677–696 (Springer, Berlin 1932).
- ERGGELET, H.: Die Refraktion und die Akkommodation und ihre Störungen. In: *Kurzes Handbuch der Ophthalmologie* vol. II, 677–696 (Springer, Berlin 1932).
- FINCHAM, E. F.: The Mechanism of Accommodation. *Brit. J. Ophth. Monograph Suppl.* VIII 1–76 (George Pulman and sons LTD, London 1937).
- FRANÇOIS, J.; RABAËY, M. ET VANDERMEERSSCHE, G.: L'ultrastructure des tissus oculaires au microscope électronique. III. Etude du cristallin. *Ophthalmologica* 129: 36–43 (1955).
- FREYTAG, G.: Die Brechungsindices der Linse und der flüssigen Augenmedien (Bermann, Wiesbaden 1907).
- FUTAGATI, T.: Electron microscopic study on the lens fiber with special reference to its processus. *Acta Soc. ophthal. jap.* 66: 1166–1176 (1962).
- GILLESSEN, P.: Experimentaluntersuchungen zur Frage der Kontraktilität der Linsenfasern. *Graefes Arch. Ophthal.* 138: 598–619 (1938).
- GOLDMANN, H.: Senile changes of the Lens and the Vitreous. *Amer. J. Ophthal.* 57: 1–12 (1964).
- GRAEFE, V. A.: Pathologisches zur Akkommodationslehre. *Graefes Arch. Ophthal.* 2: 299–318 (1855).

- GRAVES, B.: The response of the lens capsules in the act of accommodation. *Transactions Amer. Ophthal. Soc.* 23: 184–198 (1925).
- GULLSTRAND, A.: Wie ich den intracapsulären Akkommodationsvorgang fand. *Arch. Augenheilk.* 72: 169–190 (1912). – Der Mechanismus der Akkommodation. In: HELMHOLTZ, H.: *Handbuch der Physiologischen Optik* vol. 1, 3. Aufl., pp. 327–352 (Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1909).
- HEINE, L.: Die akkommodativen Linsenverschiebungen im Auge, subjektiv und objektiv gemessen. *Graefes Arch. Ophthal.* 44: 299–319 (1897).
- HELMHOLTZ, H.: *Handbuch der Physiologischen Optik*. Vol. 1, 3. Aufl. pp. 120–146 (Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1909). – Über die Akkommodation des menschlichen Auges. *Graefes Arch. Ophthal.* 1: 1–74 (1855).
- HENSEN, V. UND VOELKERS, C.: Über die Akkommodationsbewegung der Chorioidea im Auge des Menschen, des Affen und der Katze. *Graefes Arch. Ophthal.* 19: 156–162 (1873).
- HESS, C.: Arbeiten aus dem Gebiete der Akkommodationslehre. III. Ortveränderungen der menschlichen Linse während der Akkommodation und ihre Messung, nebst Beiträgen zur Theorie der Akkommodation. *Graefes Arch. Ophthal.* 43: 477–542 (1877). – Arbeiten aus dem Gebiete der Akkommodationslehre. I. Einige neue Beobachtungen über den Akkommodationsvorgang. *Graefes Arch. Ophthal.* 42: 288–315 (1896).
- HILL, L.: In the *Lancet*, Febr. 14 (1920); Zit. nach FINCHAM, E. F.: *The Mechanism of Accommodation*. *Brit. J. Ophthal. Monograph Suppl.* VIII. 1–76 (George Pulman and sons LTD 1937).
- HUECK: Die Bewegung der Kristalllinse (1841); Cit. HELMHOLTZ, H.: *Handbuch der Physiologischen Optik*. Vol. 1, 3. Aufl. pp. 120–146 (Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1909).
- HUECK, H. UND KLEINFELD, O.: Ein elektronenmikroskopischer Beitrag zur Feinstruktur der Linsenfaser. *Graefes Arch. Ophthal.* 160: 20–25 (1958).
- HUGGERT, A.: Are the discontinuity zones of the crystalline lens isoindicial surfaces. *Acta ophthal.* 24: 43–62 (1946). – On the form of the isoindicial surfaces of the human crystalline lens. *Acta Ophthal. Suppl.* 30: 1–120 (1948).
- IWANOFF, A.: Au sujet de l'aberration sphérique de l'œil. *Optica acta* 3: 47–48 (1956).
- JOHNSON, L.: Une nouvelle théorie de l'accommodation. *Arch. Ophthal.* 41: 746–750 (1924).
- KLEINFELD, O.; HOCKWIN, O. UND ARENS, P.: Gibt es einen Tätigkeitsstoffwechsel der Linse? *Graefes Arch. Ophthal.* 156: 467–479 (1955).
- KLEINFELD, O.: Beiträge zum intrakapsulären Akkommodationsmechanismus. *Docum. ophthal.* 10: 132–173 (1956).
- KOCH, C. UND FISCHER, F. P.: Über Beobachtungen an der akkommodierten Linse. *Arch. Augenheilk.* 107: 434–439 (1933).
- KOOMEN, M.; TOUSEY, R. AND SCOLNIK, R.: The spherical aberration of the eye. *J. opt. Soc. Amer.* 39: 370–376 (1949).
- KRAUSS, W.: *Ophthalmobiologie*; Cit. GILLESSEN, P.: Experimentaluntersuchungen zur Frage der Kontraktilität der Linsenfasern. *Graefes Arch. Ophthal.* 138: 598–619 (1938).
- KÜHL, A.: Die Akkommodationsruhe und ihr Einfluß auf das Nachtsehen ohne und mit Fernrohr. Festschrift zum 25jährigen Bestehen der Oscar v. Miller Polytechn. Akademie f. angew. Techn. München 1949.
- LANGENBECK, M.: Klinische Beiträge aus dem Gebiet der Chirurgie und Ophthalmologie; Zit. nach FINCHAM, E. F.: *Brit. J. Opht. Monograph Suppl.* VIII 1–76 (1937).
- MEESMANN, A.: Experimentelle Untersuchungen über die antagonistische Innervation der Ciliarmuskulatur. *Graefes Arch. Ophthal.* 152: 335–356 (1952).

- MISSOTTEN, L.: L'ultrastructure des tissus oculaires. In: Bulletin de la Société Belge d'Ophthalmologie No. 136 Fasc. 1 pp. 100–101 (Imprimerie Médicale et scientifique SA. Bruxelles 1964).
- MONJE, M.: Über pharmakodynamische und klinische Untersuchungen der Akkommodation. – Graefes Arch. Ophthalm. 152: 357–378 (1952).
- MÜLLER, H. K.; cit. KLEIFELD, O.: Beiträge zum intrakapsulären Akkommodationsmechanismus. Docum. ophthalm. 10: 132–173 (1956).
- NOISZEWSKI, K.: Le mécanisme hydraulique de l'accommodation. Arch. Ophthalm. 42: 477–480 (1925).
- NORDENSON, J. W.: Zur Frage nach dem Akkommodationsvorgang. Klin. Mbl. Augenheilk. 93: 591–594 (1934).
- NORDMANN, J.: Acquisitions Récentes dans le Domaine de la Biologie du Cristallin. Fortschritte der Augenheilkunde Vol. 12, pp. 1–264 (S. Karger, Basel / New York 1962).
- NORDMANN, J.: Biologie du cristallin (Masson et Cie. 1954).
- ODQUIST, B.: Studien über den Akkommodationsmechanismus im Menschengauge. Svensk. Läk. Sällsk. Handl. 63: 321 (1937).
- PAU, H.: Die akkommodative Linsenverschiebung als Ausdruck antagonistisch wirkender Kräfte. 1. Mitteilung. Ophthalmologica 124: 239–253 (1952).
- PAU, H.: Die akkommodative Linsenverschiebung als Ausdruck antagonistisch wirkender Kräfte. 2. Mitteilung. Der intracapsuläre Akkommodationsmechanismus. Ophthalmologica 124: 271–278 (1952).
- PAU, H.: Die Bedeutung der akkommodativen Kernverschiebung der Linse für den intracapsulären Akkommodationsmechanismus. Klin. Mbl. Augenheilk. 121: 224–226 (1952).
- PFLUGK V., A.: Neue Wege zur Erforschung der Lehre von der Akkommodation. Graefes Arch. Ophthalm. 128: 179–200 (1932). – Neue Wege zur Erforschung der Lehre von der Akkommodation. II. Mitteilung. Die Akkommodation im emmetropen Auge. Graefes Arch. Ophthalm. 130: 239–256 (1933). – Neue Wege zur Erforschung der Lehre von der Akkommodation. IV. Mitteilung. Die Dehnbarkeit der Zonula und Linsenkapsel. Graefes Arch. Ophthalm. 133: 339–351 (1935). – Über die Akkommodation des Auges der Taube; zit. nach FINCHAM, E. F.: The Mechanism of Accommodation. Brit. J. Ophthalm. Monograph Suppl. VIII. 1–76 (George Pulman and sons Ltd. London 1937).
- RABL, C.: Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Ztschr. f. Wiss. Zoologie 63: (1898); Zit. nach FINCHAM, E. F.: The Mechanism of Accommodation. Brit. J. Ophthalm. Monograph Suppl. VIII. 1–76 (George Pulman and Sons Ltd., London 1937).
- RÖSSLER, F.: Über die akkommodative Einstellung des Auges und ihre Abhängigkeit vom Zustand des Nervensystems. Graefes Arch. Ophthalm. 150: 75–90 (1950).
- ROHEN, J.: Anatomie des Auges; in Karl Velhagen, Der Augenarzt, vol. 1, pp. 29–42 (Georg Thieme Stuttgart 1958).
- SALZMANN, M.: Anatomie und Histologie des menschlichen Augapfels im Normalzustande, seine Entwicklung und sein Altern. (Franz Denticke, Leipzig und Wien 1912).
- SCHÖBER, H.: Die Nachtmyopie und ihre Ursachen. Graefes Arch. Ophthalm. 148: 171–186 (1948).
- SIEBECK, R.: Die antagonistische Innervation der Akkommodation und die Akkommodationsruhelage. Graefes Arch. Ophthalm. 153: 425–437 (1952). – Optik des menschlichen Auges (Springer, Berlin–Göttingen–Heidelberg 1960). – Akkommodationsimpuls und Akkommodationserfolg unter medikamentösem Einfluß. Graefes Arch. Ophthalm. 153: 438–450 (1952).
- SMITH, P.: cit. nach FINCHAM.
- STUHLMANN, O.: An Introduction to Biophysics. Chap. 3, 107. (John Wiley and Sons, Inc., New York 1943); Zit. nach FINCHAM, E. F.: The Mechanism of Accommoda-

- tion. Brit. J. Ophth. Monograph Suppl. VIII. 1-76 (George Pulman and Sons Ltd., London 1937).
- STÖCKLIN, P.: Normvarianten der Morphologie der kindlichen Linse. Graefes Arch. Ophthal. 158: 346-359 (1957).
- STURM: cit. HELMHOLTZ, H.: Handbuch der Physiologischen Optik. Vol. 1, 3. Aufl. pp. 120-146 (Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1909).
- TRENDELENBURG, W.: Der Gesichtssinn: Grundzüge der Physiologischen Optik (Springer, Berlin 1943).
- TSCHERMAK, A.: Einführung in die physiologische Optik (J. F. Bergmann, München. Springer, Berlin und Wien 1942).
- TSCHERNING, v. M.: Optique physiologique pp. 147-172. Georges Carré et C. Naud, Paris (1898).
- VALENTIN, G.: Änderung des Charakters der Doppelbrechung in Krystallinsen. Graefes Arch. 8: 88-93 (1861).
- VOGELSANG, K.: Untersuchungen über die mechanischen Eigenschaften der Linsenkapsel des Rinderauges. Graefes Arch. Ophthal. 144: 342-361 (1942).
- VOGT, A.: Lehrbuch und Atlas der Spaltlampenmikroskopie des menschlichen Auges. Vol. 2 (Springer, Berlin 1931).
- YOUNG, T.: On the Mechanism of the Eye. Phil. Trans. B 23-88 (1801). - Observations on vision. Phil. Trans. B 169-181 (1793).
- ZEEMANN, W.: Über die Form der hintern Linsenfläche. Klin. Mbl. Augenheilk. 46: 83-86 (1908).

Adresse der Autorin: Dr. Elisabeth Meier, Universitäts-Augenklinik, 4000 Basel (Schweiz).

